ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 75

6

ИЮНЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орел, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *И. Ю. Князева.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Э. Г. Рабинович* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 8.03.90. Подписано к печати 14.03.90. М-34111. Формат бумаги 70×100$^1/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.49. Усл. кр.-отт. 14.94. Уч.-изд. л. 15.62. Тираж 2296. Тип. зак. 216. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука»
Ботанический журнал, 1990 г.

Фото С. Г. Жилина

Члены Всесоюзного ботанического общества сердечно приветствуют Армена Леоновича Тахтаджяна, президента общества с 1973 г., по случаю 80-летия со дня рождения и 60-летия научной деятельности и посвящают этому событию свои публикации в Ботаническом журнале.

В связи с тем что в юбилейный номер Ботанического журнала поступило большое количество статей, часть из них, а также списки работ Армена Леоновича начиная с 1982 г. и таксонов, описанных в его честь, будут опубликованы в следующем номере.

Авторы публикаций, многочисленные друзья, коллеги, ученики Армена Леоновича, члены общества желают Армену Леоновичу всего самого лучшего и с нетерпением ждут его новых публикаций.

УДК 581.48 : 581.8 : 582.15.9 : 582.61.9

© 1990

М. Ф. Данилова, Е. Н. Немирович-Данченко,
Г. А. Комар, М. М. Лодкина

НЕКОТОРЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СТРУКТУРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ СЕМЯН ОДНОДОЛЬНЫХ

M. F. DANILOVA, E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO, G. A. KOMAR, M. M. LODKINA. SOME TRENDS OF STRUCTURAL EVOLUTION OF SEEDS IN MONOCOTYLEDONS

Излагаются результаты анализа данных по анатомии семян, приведенных в сводной работе «Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные», 1985, под редакцией академика А. Л. Тахтаджяна. Анатомия семян может быть успешно использована в целях систематики и филогении растений, в частности однодольных. Особое значение для выявления направлений эволюции в пределах класса Однодольных, а также для установления их связей с Двудольными имеют строение зародыша и характер прорастания. К этой же группе признаков относится взаимоотношение зародыша со специализированными запасающими тканями (эндоспермом и периспермом). Для характеристики крупных таксонов (семейств, порядков) немаловажное значение имеют также признаки строения микропилярной и халазальной частей семени. Данные о природе и структуре семенной кожуры и придатков семени, безусловно, существенны и могут широко использоваться в таксономии на уровне семейств и более мелких таксономических единиц. Установленные в результате проведенного анализа основные направления эволюции структур семени сопоставлены с новейшей моделью филогенетической системы (Тахтаджян, 1987).

Анатомия семян представляет собой один из богатейших источников информации о структурной эволюции семенных растений. Данные сравнительной анатомии семян находят в связи с этим широкое применение в филогенетических классификациях (Dahlgren, 1980; Тахтаджян, 1987). Еще 60 лет тому назад автор известной сводки по анатомии семян F. Netolitzky (1926) утверждал, что строение семян есть зеркало естественной системы. Позднее Е. Corner (1976) поддержал эту точку зрения, обосновав значение анатомических признаков семян для характеристики крупных таксонов.

В связи с нуждами систематики, а также в связи с разработкой других современных теоретических и практических проблем ботаники (продуктивность, экология, сохранность генофонда и проч.) исследования в области анатомии семян в последние годы развивались довольно интенсивно, что способствовало быстрому накоплению материала. Этот материал отчасти систематизирован в ряде сводных работ и обзоров (Huber, 1969; Corner, 1976; Boesewinkel, Bouman, 1984), которые, однако, не охватывают все группы растений и далеко не полно объясняют имеющиеся данные. Прежде всего это относится к однодольным. После сводки Netolitzky (1926) вышла в свет только одна монография (Huber, 1969), касающаяся структуры семян однодольных и посвященная лилейным. Вместе с тем для того чтобы какие-то структурные признаки были положены в основу филогенетических построений, необходим сравнительный анализ соответствующих структур во всех группах растений, в которых они так или иначе выражены, и, как следствие этого, выявление их эволюционных тенденций. Этой цели служат сводные труды. В середине 80-х годов по инициативе А. Л. Тахтаджяна коллективом анатомов Ботанического института АН СССР с участием специалистов ряда других ботанических учреждений СССР была предпринята работа по составлению сводки по сравнительной анатомии семян покрытосеменных растений. К настоящему времени вышли два тома многотомной сводки, первый том которой полностью посвящен однодольным растениям. Авторы статьи нашли целесообразным произвести предварительный анализ данных, приведенных в этом томе. Результаты анализа суммированы в предлагаемой вниманию читателей статье.

В вышеупомянутой работе Netolitzky приводятся 863 ссылки на исследования по анатомии семян однодольных. В 1-м томе «Сравнительной анатомии семян» (1985) процитировано еще 737 литературных источников, опубликованных после 1925 г. Однако обилие публикаций еще не дает правильного представления о степени изученности семян однодольных. Среди 78 семейств, принятых в соответствии с более ранним вариантом системы Тахтаджяна (Takhtajan, 1980), оказались 15, у представителей которых семена анатомически ранее не изучались. Кроме того, приблизительно для такого же числа семейств наиболее существенные характеристики анатомии семян не были выявлены. В связи с этим одной из задач при выполнении работы было проведение оригинальных исследований в целях восполнения недостающих данных. Нельзя сказать, что в результате удалось закрыть все «белые пятна», но тем не менее практически каждое семейство, приведенное в 1-м томе «Сравнительной анатомии семян», охарактеризовано по признакам структуры семян. Эти характеристики в ряде случаев остаются неполными, что указывает на необходимость дальнейших исследований в этой области.

Все же собранный в сводке материал позволяет проследить главные тенденции в эволюции семян этого класса покрытосеменных в объеме филогенетической системы. В книге и в данной статье мы следуем номенклатуре, принятой Тахтаджяном в системе 1980 г. (Takhtajan, 1980). Материал в книге также расположен в соответствии с этой системой.

По морфологическим характеристикам семена однодольных весьма разнообразны. Они могут иметь форму правильных геометрических фигур и неправильную форму, с трудом поддающуюся классификации (*Alliaceae*, *Velloziaceae*). У многих однодольных семена удлиненные, овально-округлые, угловато-округлые или уплощенно-шайбовидные. У мелкосеменных видов семена неправильной формы, так называемые «опилковидные», у *Liliales* они довольно редки, но встречаются сравнительно часто у *Bromeliaceae* и *Juncaceae*. Пылевидные семена у *Orchidaceae* и *Burmanniaceae*. В порядке *Liliales* наиболее распространены плоские семена, реже встречаются шаровидные (у *Asphodelaceae* — в роде *Arnocrinum*; у *Alliaceae* — в родах *Gethyum*, *Leucocryne*), хотя у *Alstroemeriaceae* семена всегда шаровидные и у *Asparagaceae* они большей частью шаровидные. Такой же формы семена часто встречаются в семействах *Cannaceae*, *Smilacaceae* и др. Форму, приближающуюся к шаровидной, имеют в большинстве случаев семена растений из семейств *Eriocaulaceae*, *Hemerocallidaceae*.

Семена большинства однодольных характеризуются более или менее гладкой блестящей или матовой поверхностью; меньшая часть представителей этого класса обладает семенами со скульптурированной поверхностью. Скульптура поверхности семян зависит от строения клеток наружного и (или) подлежащих слоев семенной кожуры (первичная скульптура) и может быть связана со вторичными изменениями структуры клеточных стенок наружной эпидермы семенной кожуры (вторичная скульптура). Клетки наружной эпидермы семенной кожуры могут вытягиваться, образуя на поверхности семени небольшие выступы, зубцы, сосочки (*Hypoxidaceae*; *Iridaceae — Crocus*) или более или менее длинные волоски (*Wachendorfia*, *Eriospermum*, *Thurnia*). В виде длинных волосков вытягиваются клетки эпидермы семенной кожуры в халазальной части семени *Catopsis* (*Bromeliaceae*), образуя хохолок-летучку. У злаков волоски формируются на основе эпидермальных клеток перикарпия (*Triticum vulgare*, *Bromus inermis*, *Bambusa glaucescens*, *Hordeum vulgare*). Своеобразные густогребенчатые ложные волоски покрывают семена некоторых *Eriocaulaceae*, они образуются за счет частичного разрушения клеток наружной эпидермы семенной кожуры (*Paepalanthus*, *Syngonanthus*).

Бугристая поверхность семян возникает при разрастании групп клеток в эпидерме или в субэпидерме (*Alstroemeria*), а мелкая зернистость является результатом выпячивания апикальных концов радиальных стенок эпидермальных клеток.

Семена многих растений имеют бороздчатую поверхность. Борозды могут быть результатом неравномерного разрастания рядов клеток наружной и внутренней эпидерм наружного интегумента, а также следствием локальных разрастаний паренхимы наружного интегумента.

Приведенная выше далеко не полная характеристика формы семян и их поверхности дает тем не менее представление о существующем разнообразии внешней морфологии семян, отражающей в определенной степени многообразие их биологических особенностей, связанных со способами диссеминации и условиями произрастания растений. Все это говорит о разных направлениях отбора, управляющего видообразованием, и потому эти, может быть, мелкие, с точки зрения жизненной важности, различия приобретают весомость для определения эволюционных направлений развития структуры семян и в конечном счете для филогении. Форма семени, скульптура его поверхности могут дать в распоряжение систематиков большое число признаков, которые, однако, надлежит еще систематизировать, чтобы сделать достоянием специалистов. Особенно большое значение эти признаки могут приобрести для классификации мелких таксонов.

Семя развивается из семязачатка, форма и строение которого складываются ко времени оплодотворения. Основные черты строения семязачатка во многом определяют и строение семени, хотя ряд его существенных характеристик является результатом последующих изменений, это относится не только к зародышу и эндосперму, но и к покровам семени, его придаткам и т. д. Семязачатки классифицируют по типу плацентации, положению в завязи, характеру и степени изгиба фуникулуса и тела семязачатка, числу интегументов, развитию нуцеллуса, наличию, природе и строению придатков и по ряду других признаков. Многие из перечисленных признаков составляют исходные (базовые) характеристики семени.

Плацентация у представителей однодольных большей частью или центрально-угловая (большинство представителей пор. *Liliales*, семейств *Zingiberaceae*, *Commelinaceae*, *Restionaceae*), или париетальная (порядки *Poales*, *Pandanales*, *Cyclanthales*), редко базальная (семейства *Scheuchzeriaceae*, *Aponogetonaceae*) при апокарпном гинецее.

По положению в завязи, которое исследовано далеко не у всех семейств однодольных, семязачатки могут быть эпитропными (обращенными к вершине завязи), апотропными, или базитропными (повернутыми к основанию завязи), и плевротропными, или плагиотропными (т. е. повернутыми к стенке завязи и расположенными горизонтально). Иногда все эти положения могут совмещаться в одной завязи — в ее верхней, средней и нижней частях. Эта особенность хорошо выражена в одном из примитивных семейств однодольных — *Melanthiaceae*. Эпитропные и плевротропные семязачатки встречаются также в сем. *Asparagaceae*, апотропные и плевротропные — в сем. *Liliaceae*.

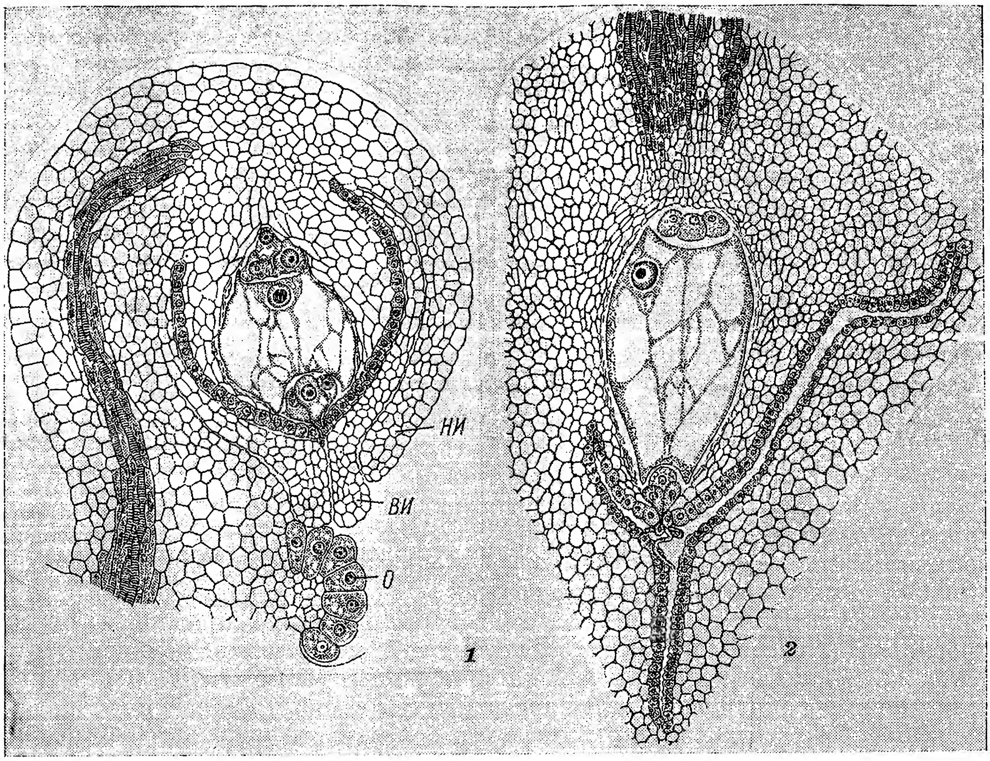


Рис. 1. Строение семязачатков (*1*, *2*) и семенной кожуры (*3*—*6*).

1 — *Muscari* sp. (*Liliaceae*), *2* — *Crinum* sp. (*Amaryllidaceae*), *3* — *Hemerocallis middendorfii* (*Hemerocallidaceae*), *4* — *Rhipogonum scandens* (*Smilacaceae*), *5* — *Tacca macrantha* (*Taccaceae*), *6* — *Eremurus fuscus* (*Asphodelaceae*). *НИ* — производные наружного интегумента, *ВИ* — производные внутреннего интегумента, *Н* — нуцеллус, *Псм* — присемянник, *Энд* — эндосперм, *О* — обтуратор.

Характер и степень изгиба семязачатка по отношению к фуникулусу являются более постоянными и потому важными таксономическимип ризнаками, из которых складывается тип семязачатка. Для однодольных наиболее характерен анатропный семязачаток, т. е. повернутый на 180° по отношению к своей оси (семейства *Asparagaceae*, *Liliaceae*, *Taccaceae*, некоторые представители семейств *Commelinaceae*, *Rapataceae*, *Stemonaceae*) (рис. 1, *1*).[1] Вместе с тем встречаются и другие типы семязачатка: ортотропный (атропный) (семейства *Ruppiaceae*, *Zosteraceae*, *Smilacaceae*, некоторые представители *Arecaceae* и др.), гемитропный (*Smilacaceae*, *Asphodelaceae*), амфитропный (род *Allium* из сем. *Alliaceae*), кампилотропный (некоторые представители семейств *Melanthiaceae*, *Philesiaceae*, *Commelinaceae*, *Araceae*). После оплодотворения тип семязачатка может изменяться. Так, например, анатропный семязачаток многих лилейных может превращаться в кампилотропное или амфитропное семя (Singh, 1964).

Среди лилиопсид преобладают семязачатки с массивным нуцеллусом (крассинуцеллятные семязачатки); семязачатки с ограниченным числом слоев клеток нуцеллуса или однослойным нуцеллусом (тенуинуцеллятные) встречаются лишь спорадически в разных группах однодольных. Более постоянно и при этом

---

[1] Рисунки приводятся по книге «Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные» (1985).

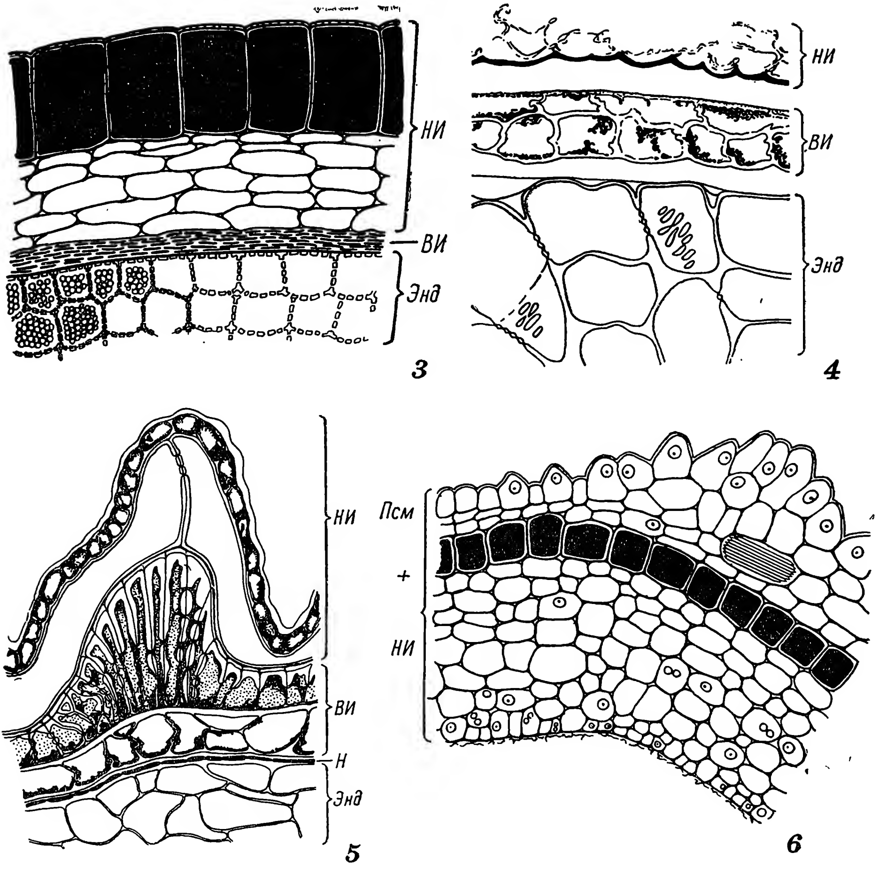


Рис. 1 *(продолжение).*

часто в сочетании с ортотропностью тенуинуцеллятные семязачатки представлены в некоторых семействах алисматид, а также в порядках *Orchidales*, *Commelinales*, *Restionales*.

Довольно широко распространены у однодольных различного рода фуникулярные и карпелярные обтураторы, способствующие прорастанию пыльцевых трубок в микропиле, а также разнообразные присемянники (в 24 семействах); у *Liliales* это большей частью элайосомы, т. е. придатки семян, богатые жирными маслами. Наличие присемянников, как и других побочных образований семенной кожуры, тесно связано со способами распространения семян. В семействах пор. *Liliales* это мирмекохория, в стальных осемействах однодольных — различные другие типы зоохории. При анемохории на поверхности семян могут образовываться пучки волосков, крылья или же семена становятся плоскими, легкими и т. д. По морфологической природе присемянники могут быть ариллусами (выростами фуникулуса, не срастающимися с семенной кожурой) или же ариллоидами (различными разрастаниями наружного интегумента). По мнению ряда морфологов, точное определение природы придатков имеет большое значение для филогении и систематики. В своей классической схеме L. van der Pijl (1955) показал возможные переходы от саркотесты (мясистой семенной кожуры) к полному ариллоиду и через частичный ариллоид к ариллусу, хотя он же допускает возникновение ариллоида и саркотесты de novo в связи с изменением экологических условий. Ариллусы и ариллоиды обычно отличают от вышеупомянутых ариллусоподобных образований, выполняющих летательные и другие функции (хохолки, летучки и т. п.).

У однодольных многие признаки строения семян (как внешние, так и внутренние), например форма, размер, цвет, строение семенной кожуры, эндосперма, зародыша и проростка, в той или иной степени присутствуют и у двудольных. Многие из них, возникшие у общих для обоих классов анцестральных форм покрытосеменных, в ходе дальнейшей эволюции развивались параллельно или вторично конвергировали в различных филах однодольных и двудольных растений. В связи с этим, пытаясь определить степень примитивности или продвинутости тех или иных признаков, мы можем в известных пределах использовать критерии, предложенные для семян двудольных, в частности Corner (1976). Однако полного соответствия ожидать нельзя хотя бы потому, что существует принципиальное различие между двумя классами, становящееся очевидным уже на первых стадиях развития семян и проявляющееся в строении зрелого зародыша и проростка.

Эволюция семени как у двудольных, так и у однодольных сопряжена прежде всего с развитием завязи и перикарпия. Это сказывается на структуре семязачатка и покровов семени. У большинства однодольных семена отделяются от перикарпия до прорастания и семенная кожура выполняет защитную функцию. В то же время среди различных порядков и семейств этого класса покрытосеменных есть немало представителей с нераскрывающимися плодами. Защитная функция покровов семени переходит здесь к перикарпию. Наиболее отчетливо это смещение функции защиты зародыша от семенной кожуры к перикарпию выявляется у плодов со специализированным перикарпием и неспециализированной, т. е. лишенной механических элементов, семенной кожурой. Это семейства *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zannicheliaceae*, *Cymodoceaceae* из архаичной группы *Alismatidae*, а также и представители эволюционно более продвинутых семейств — некоторые *Typhaceae* и *Poaceae*. Вместе с тем встречаются и промежуточные формы, например среди *Arecaceae*, у которых механическая ткань развивается как в семенной кожуре, так и в перикарпии. Netolitzky (1926) совершенно справедливо рассматривал отсутствие дифференцированной семенной кожуры в нераскрывающихся плодах как прогрессивный признак. В связи с этим, по-видимому, сохранение «двойной защиты» в нераскрывающихся плодах некоторых пальм могло бы рассматриваться как признак архаичный. Однако при всех этих рассуждениях необходимо иметь в виду приспособительное значение той или иной структуры, далеко не всегда хорошо понятое.

Семенная кожура у однодольных развивается главным образом из интегументов, участие других частей семени имеет место лишь в исключительных случаях. Семязачатки однодольных в большинстве случаев обладают двумя интегументами. Исключение составляют *Nerine* (*Amaryllidaceae*) и некоторые виды *Aponogeton* — с одним интегументом, а также *Crinum* (*Amaryllidaceae*) — без интегумента (рис. 1, *2*).

Для обозначения той части семенной кожуры, которая развивается из наружного (или единственного) интегумента, в «Сравнительной анатомии семян» принят предложенный Corner (1976) термин «теста»; часть семенной кожуры, развивающаяся на основе внутреннего интегумента, определяется термином «тегмен». В тестальных семенах внутренний интегумент в процессе формирования семени разрушается полностью, сохраняясь в семенной кожуре только в виде бесструктурной пленки, в которой лишь иногда различимы очертания клеточных оболочек сжатых, лишенных содержимого клеток (рис. 1, *3*). Для группы тегминальных семян специфичным является полное разрушение наружного интегумента в ходе созревания семян, и тогда производные внутреннего интегумента образуют их защитный покров (рис. 1, *4*).

У представителей более чем 60 % семейств однодольных в образовании семенной кожуры участвует только один интегумент, преимущественно наружный. Это семейства, относящиеся к порядкам *Triuridales*, *Burmanniales*, *Orchidales*, *Hydatellales*, *Cyclanthales*, *Pandanales*, а также большая часть сем. *Arecaceae*. В то же время в порядках *Juncales*, *Cyperales*, *Eriocaulales*, в сем. *Taccaceae* семенная кожура содержит производные обоих интегументов (рис. 1, *5*). На базе только внутреннего интегумента (тегминальные семена) семенная кожура формируется в семействах *Iridaceae*, *Haemodoraceae*, а также *Smilacaceae* (*Ripogonum*), *Mayacaceae*, *Centrolepidaceae* (рис. 1, *4*).

В 18 из 24 семейств пор. *Liliales* семенная кожура является тестальной, в 5 семействах — преимущественно тестально-тегминальной, но у некоторых представителей этих 5 семейств встречаются оба варианта строения семенной кожуры.

Происхождение семенной кожуры из наружного или внутреннего (или обоих) интегументов прежде всего учитывается в сравнительной анатомии семян как одна из основных характеристик. Однако только в редких случаях все ткани интегумента (интегументов) трансформируются в семенную кожуру. Часть клеточных слоев интегумента облитерируется, и только один или несколько таких слоев, дифференцируясь, образуют собственно защитный покров семени. Участие тех или иных слоев интегументов в формировании защитного (механического) слоя семенной кожуры, согласно Corner (1976), имеет важное значение для классификации семян и таксономии.

Семена могут быть классифицированы в соответствии с тем, к какому слою тесты или тегмена (или обоих этих компонентов семенной кожуры) относится защитный (механический) слой. Всего у однодольных может быть выделено около 20 различных комбинаций в расположении защитных слоев в семенной кожуре. Приведем некоторые из них (рис. 1 и 2): 1) экзотестальное семя (механический слой формируется на основе наружной эпидермы наружного интегумента, образуя экзотесту) (рис. 1, *3*); 2) экзо-мезотестальное семя (механические слои формируются на основе наружного интегумента и интегументальной паренхимы) (рис. 2, *1*, *2*); 3) экзо-эндотестальное семя (механические слои включают наружную и внутреннюю эпидермы наружного интегумента) (рис. 2, *3*); 4) эндотестальное семя (механический слой формируется преимущественно на основе внутренней эпидермы наружного интегумента) (рис. 2, *4*); 5) эндотегминальное семя (механический слой формируется на основе внутренней эпидермы внутреннего интегумента) (рис. 2, *5*); 6) семенная кожура лишена механических слоев и представлена в виде бесструктурной пленки (рис. 2, *6*).

У многих однодольных семенная кожура является многослойной и развивается с участием интегументальной паренхимы. Это имеет место в большинстве семейств пор. *Liliales*, а также *Zingiberales*, *Smilacales*, *Arecales*, *Cyclanthales*, *Pandanales*, *Arales*, в некоторых семействах пор. *Najadales*. Специализация тестальной паренхимы вместе с тем отмечается у однодольных сравнительно редко (виды из семейств *Stemonaceae*, *Thurneaceae*, *Strelitziaceae*, *Musaceae*, *Heliconiaceae*, *Lowiaceae*, *Maranthaceae*) (рис. 2, *2*). Комплекс многослойной семенной кожуры рассматривается обычно как примитивный признак (Netolitzky, 1926; Corner, 1976); эта оценка по отношению к наиболее распространенному типу семенной кожуры у однодольных может быть принята с учетом двух специфических ее характеристик: во-первых, «многослойность» интегументальной паренхимы в семенной кожуре у однодольных довольно относительная — число ее слоев, как правило, невелико; во-вторых, как уже сказано выше, специфическая дифференциация в ней наблюдается сравнительно редко. Необходимо также принять во внимание природу веществ, инкрустирующих клеточные стенки в процессе трансформации интегументов в механическую ткань. В отличие от двудольных, где чаще всего инкрустирующим соединением является лигнин, у однодольных это главным образом фитомеланин и флоба-

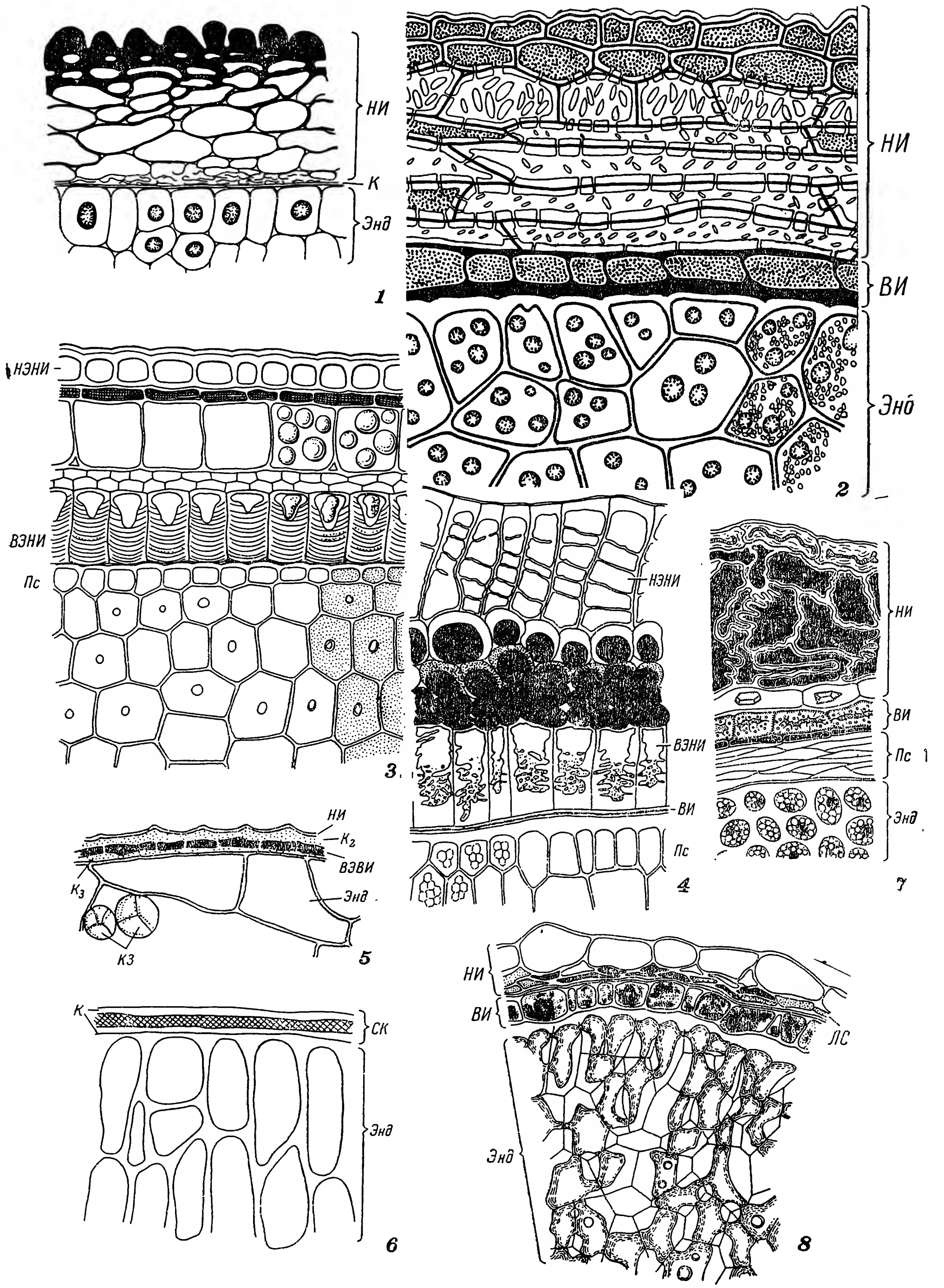


Рис. 2. Строение семенной кожуры у семян различных типов.

1 — тестальное семя *Allium cardeostemon* (*Alliaceae*); *2* — экзо-мезотестальное семя *Stemona tuberosa* (*Stemonaceae*); *3* – экзо-мезотестальное семя *Elletariopsis diphylea* (*Zingiberaceae*); *4* — эндотестальное семя); *Phrynium setosum* (*Maranthaceae*); *5* — эндотегминальное семя *Centrolepis drummondii* (*Centrolepidaceae*) *6* — семенная кожура без механических слоев, бесструктурная у *Smilax excelsa* (*Smilacaceae*); *7* — семенная кожура с кристаллоносным слоем у *Dioscorea elephantipes* (*Dioscoreaceae*); *8* — семенная кожура с липоидным слоем у *Campynemanthe viridiflora* (*Iridaceae*). *НЭНИ* — производные наружной эпидермы наружного интегумента; *ВЭНИ* — производные внутренней эпидермы наружного интегумента; *ВЭВИ* — производные внутренней эпидермы внутреннего интегумента; *К*, $К_2$, $К_3$ — кутикулы; *ЛС* — липоидный слой; *Пс* — перисперм; *КЗ* — крахмальное зерно; *СК* — семенная кожура. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

фены. Хрупкая меланиновая корка, образующаяся в семенной кожуре многих семейств порядков *Liliales* и *Smilacales*, укрепляется за счет подстилающих эпидерму слоев интегументальной паренхимы, принимающей, по-видимому, участие и в биогенезе инкрустирующих соединений. У представителей многих других семейств однодольных меланиновая корка не образуется, но покровы семени укрепляются за счет флобафенов и танинов. Только у немногих семейств однодольных вещества упомянутых групп отсутствуют (или не обнаружены?). Среди них сем. *Hydrocharitaceae*, все семейства пор. *Najadales*, семейства *Burmanniaceae*, *Mayacaceae* (экзотегминальные семена), сем. *Heliconiaceae* (пор. *Zingiberales*) с бесструктурной семенной кожурой, некоторые семейства порядков *Cyclanthales* и *Poales*. Черный пигмент фитомеланин откладывается преимущественно в клетках наружной эпидермы тесты, при этом часто теряется клеточная структура и образуется сплошная меланиновая корка, иногда достигающая значительной толщины (роды *Astelia*, *Cordyline*, *Geitenoplesium*, *Dianella*, *Hypoxis*, *Herreria*).

Наличие меланина в семенах из ягод и ягодообразных плодов расценивают как доказательство вторичного и недавнего происхождения этих плодов (Huber, 1969; Dahlgren, Clifford, 1982). У *Asphodelaceae* меланиновая корка оказывается только в третьем или в четвертом слое от поверхности, так как над ней располагаются ткани ариллуса, участвующие в формировании семенной кожуры (рис. 1, *6*).

Флобафены откладываются в клетках наружной эпидермы гораздо реже; встречаются они в тестальной паренхиме или эндотесте (*Hypoxidaceae*, *Philydraceae*, *Stemonaceae*, *Dioscoreaceae*, *Flagellariaceae*, *Musaceae*), но не в экзотесте. Чаще же всего их обнаруживают в тканях тегмена.

На примере пор. *Liliales* можно проследить корреляцию между развитием многослойной тесты и отложением меланина с образованием меланиновой корки. В большинстве семейств это тестальные семена, в которых внутренний интегумент разрушается в процессе развития семени. В тех семействах, где фитомеланиновая корка как таковая отсутствует, семена, как правило, имеют в той или иной степени развитый тегмен с флобафенами в качестве инкрустирующих веществ.

Производные дубильных веществ — флобафены и меланины — окрашивают семена в красно-коричневый или черный цвет. Такие окраски семян особенно широко распространены среди *Liliales*. Анализ литературы показывает, что далеко не все исследователи и не всегда отмечают наличие пигмента, его цвет и локализацию, вследствие чего обсуждаемые здесь данные должны приниматься с известной поправкой.

Для ряда однодольных характерна бесцветная семенная кожура, состоящая из клеток, лишенных содержимого, но сохраняющих форму за счет лигнификации клеточных стенок. Huber (1969) считает, что в пор. *Liliales* этот признак — наиболее примитивный. Он выявлен в семействах *Melanthiaceae*, *Iridaceae*, *Velloziaceae*, *Alstroemeriaceae* и других из этого порядка. Однако лигнин обнаружен в семенной кожуре и в некоторых других порядках, в частности в порядках *Burmanniales*, *Bromeliales*, *Commelinales*, *Pandanales*, *Arales*. Как видно из этого перечня порядков, лигнин в семенах встречается и среди высокоорганизованных таксонов, где в ряде случаев он полностью вытесняет другие инкрустирующие соединения. В связи с этим вряд ли можно полностью согласиться с мнением о примитивности лигнифицированной семенной кожуры.

Из прочих инкрустирующих веществ в семенной кожуре и перикарпии у однодольных встречается кремнезем (сем. *Commelinaceae*, большинство семейств пор. *Zingiberales*, пор. *Arecales*). В качестве включений в клетках семенной кожуры в семействах *Arecaceae*, *Araceae*, *Pandanaceae*, *Cyclanthaceae*, *Maranthaceae*, *Smilacaceae*, *Haemodoraceae*, *Agavaceae*, *Trilliaceae*, а также у ряда семейств пор. *Liliales* встречаются кристаллы и рафиды оксалата кальция.

Специальный кристаллоносный слой присутствует в семенной кожуре эндотестальных семян представителей сем. *Dioscoreaceae*, а также составляет характеристику семян сем. *Agavaceae* (рис. 2, *7*).

Семена с саркотестой среди однодольных довольно редки (*Liliaceae*: *Ornithogalum*, *Pushkinia*, *Veltheimia*, *Eucomis*; *Trilliaceae*; *Alstroemeriaceae*: *Bomaria*). Ослизняющаяся саркотеста встречается у видов сем. *Araceae*. Иногда внутренние слои тесты запасают липиды, образуя липоидные слои (многие *Iridaceae*, рис. 2, *8*).

В формировании покровов семени участвуют структуры, которые по своему происхождению могут относиться к фуникулусу или интегументам, но дифференцируются в качестве разного рода придатков: ариллусов и ариллоидов, крыльев, летучек, волосков, мешочков и т. п., имеющих обычно большое биологическое значение и вместе с тем составляющих важные таксономические признаки (рис. 3, *1*, *2*). У ряда групп однодольных семена приобретают уникальные характеристики за счет морфогенетической активности микропилярного и халазального их участков.

Безусловное значение для установления родственных отношений между таксонами имеют наличие, природа и способ формирования такой специализированной структуры, как семенная (зародышевая) крышечка — эмбриостега (operculum embryonis), встречающаяся только у некоторых групп однодольных. Наиболее специализированная крышечка встречается у представителей некоторых семейств порядков *Zingiberales* и *Commelinales*. Зародышевая крышечка строится главным образом на основе наружного интегумента, и ее развитие сопровождается формированием так называемого микропилярного воротничка, возникающего вследствие локальной активности клеточных делений в микропилярной зоне наружного интегумента (рис. 3, *3—7*). В других случаях развитие зародышевой крышечки не сопровождается формированием микропилярного воротничка (семейства *Philydraceae*, *Araceae*, *Lemnaceae*). У представителей сем. *Hydatellaceae* эмбриостега формируется за счет внутреннего интегумента. Также при участии внутреннего интегумента формируется зародышевая крышечка в сем. *Mayacaceae*, что отличает это семейство от сем. *Commelinaceae*.

Кроме покровов семени анатомы учитывают и другие его компоненты, которые в функциональном отношении имеют первостепенное значение, но и немаловажную роль могут играть в филогенетических построениях. Это в первую очередь зародыш и запасающие ткани — перисперм и эндосперм. Среди однодольных очень мало таксономических групп, в которых отсутствуют запасающие ткани вне зародыша, и вместе с тем распространены специализированные структуры, слу́жащие для запасания питательного материала и представляющие собой хорошие диагностические признаки для ряда таксонов. Среди них — различного рода халазальные образования.

По строению зародыша однодольные достаточно четко разделены на три группы: 1) зародыши с запасающими семядолями; 2) зародыши с семядолями, несущими в той или иной степени гаусториальные функции; 3) зародыши недифференцированные, без семядолей. В первой группе семян семядоля и ось зародыша всегда развиты, а почечка и корень могут развиваться в ходе прорастания. Во второй группе верхняя часть семядоли или вся семядоля выполняет сосущую функцию, а большая или меньшая доля нижней ее части участвует в выталкивании почечки и оси семени и в их защите. В случае надземного прорастания эта часть может даже фотосинтезировать. Зародыш в зрелом семени (точнее — в семени, отпадающем от материнского растения) может достигать разной степени развития. В семенах 3-й группы симбиоз с микоризообразующими грибами сводит внутрисеменное развитие зародыша к минимуму. Вопрос о природе зародыша и его органов у однодольных выходит за рамки настоящей статьи, однако некоторых особенностей строения зародыша мы еще

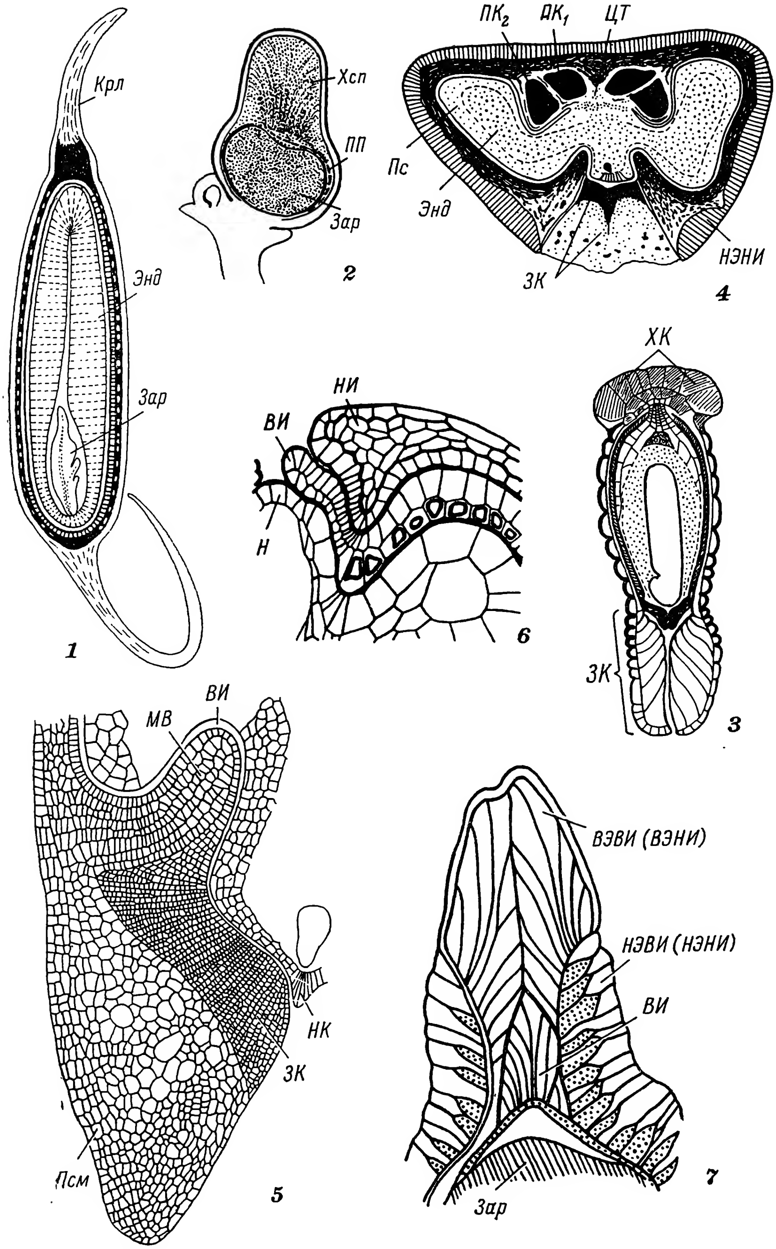


Рис. 3. Халазальные и микропилярные структуры семян.

1 — крыловидные выросты на халазальном и микропилярном концах семени *Dioscorea camestica* (*Dioscoreaceae*); *2* — семя *Cyanastrum hostifolium* (*Cyanastraceae*) с халазальным периспермом; *3* — семя с халазальным колпачком и крышечкой у *Philydrum lanuginosum* (*Philydraceae*); *4* — продольный разрез семени *Musa acuminata* (*Musaceae*) с микропилярным воротничком и крышечкой; *5* — дифференциация микропилярного воротничка, зародышевой крышечки и присемянника *Stromanthe lutea* (*Maranthaceae*); *6* — развитие зародышевой крышечки *Stanfieldiella imperforata* (*Commelinaceae*); *7* — строение зародышевой крышечки *Mayacca lagoënsis* (*Mayaccaceae*). *МВ* — микропилярный воротничок, *ЗК* — зародышевая крышечка, *Псм* — присемянник, *Кр* — крыло, *Зар* — зародыш, *Хсп* — халазосперм, *ХК* — халазальный колпачок, *ПП* — проводящий пучок, *НК* — нуцеллярный колпачок, $ПК_1$, $ПК_2$ — периферические кольцеобразные структуры, *ЦТ* — центральное тело халазы.

Типы строения зародыша в семени однодольных и их вероятные связи

Зародыш без эндосперма			Зародыш с эндоспермом или периспермом						
←	←	←	→	→	→	→	→	→	→
	←	←							
		←	→						
зародыш без семядоли	запасающий орган гипокотиль	запасающий орган семядоля	часть клеток зародыша выполняет гаусториальную функцию	семядоля полугаусториальная		семядоля полугаусториальная + орган защиты и выдвижения проростка		семядоля гаусториальная + орган защиты проростка	

Характеристика зародыша

недифференцирован	дифференцирован	дифференцирован	состоит из нескольких клеток	слабо дифференцирован, развивается при прорастании	крупный, но мало развит	дифференцирован	дифференцирован	семядоля погружена в эндосперм, почка у поверхности эндосперма, органы защиты разные	зародыш и почка у поверхности эндосперма, орган защиты колеоптиль

Прорастание

микоризное	подземное	подземное и надземное	микоризное	подземное и надземное	подземное и надземное	надземное	подземное	подземное	подземное

Примеры

Orchidales	*Alismatales Najadales*	*Alismatales Najadales*	*Burmanniales*	*Liliales Juncales*	*Liliales Juncales*	*Commelinales*, *Eriocaulales*, *Arales*	*Liliales*, *Smilacales*	*Cyclantales*, *Pandanales*, *Zingiberales*, *Arecales*	*Poales*

Примечание. Стрелками показаны главные эволюционные линии строения зародыша. Примеры строения зародыша даны на рис. 4.

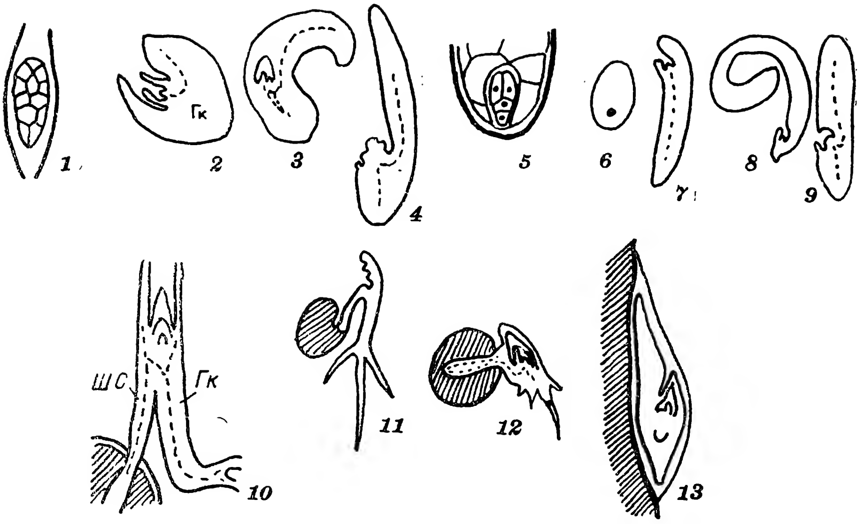


Рис. 4. Строение зародыша и способы прорастания у некоторых представителей класса *Liliopsida* (примеры к таблице).

Зрелое семя без эндосперма: *1* — зародыш без семядоли — *Neottia nidus-avis*; *2* — запасающий орган гипокотиль — *Ruppia marina*; *3*, *4* — запасающий орган семядоля — *Potamogeton pestinatus* (*3*), *Stratiotes aloides* (*4*). Зрелое семя с эндоспермом или периспермом: *5* — часть клеток малоразвитого зародыша выполняет гаусториальную функцию — *Gymnosiphon squamatum*; *6* — семядоля полугаусториальная, зародыш слабо дифференцирован — *Medeola virginiana*; *7—9* — зародыш крупный — *Tulipa albertii* (*7*), *Allium cepa* (*8*), *Iris pseudacorus* (*9*); *10*, *11* — семядоля полугаусториальная с совмещением функции защиты проростка — *Elettaria speciosa* (*10*), *Tacca cristata* (*11*); *12* — семядоля гаусториальная и орган защиты проростка, погруженная в эндосперм — *Canna indica*; *13* — зародыш и почка у поверхности семени, орган защиты проростка — колеоптиль — *Avena sativa*. *ШС* — шейка семядоли, *Гк* — гипокотиль.

будем касаться ниже — при характеристике отдельных таксонов. Главные эволюционные линии развития зародыша отражены в таблице, примеры даны на рис. 4.

Corner (1976), отмечая значение анатомических признаков семян для характеристики крупных таксонов (семейств и порядков), ставил вопрос о пересмотре объема порядков и их положения в системе на основе данных по анатомии семян. В связи с этим мы хотели бы остановиться далее на том, какое отражение нашли анатомические характеристики семян в определении объема крупных таксономических категорий (порядков и семейств) в новейшем варианте системы Тахтаджяна (1987).

Необходимо сказать, что авторы «Сравнительной анатомии семян» ощущали пристальный интерес А. Л. Тахтаджяна к этой работе: он просил некоторые группы изучить более подробно, предоставлял материал для исследования. Признаки строения семян нашли место в характеристике многих таксонов. Мы хотели бы попытаться установить, насколько адекватно данные анатомии семян отражают положение в системе тех или иных групп растений. Другими словами, хотелось бы, имея в своем распоряжении новейшие данные по анатомии семян и современную филогенетическую систему, убедиться в справедливости вышеприведенного тезиса Netolitzky об анатомии семян как зеркале естественной системы.

Подкласс *Alismatidae*. Представители этого подкласса обладают уникальной среди однодольных характеристикой строения семян — отсутствием запасающих тканей (перисперма, эндосперма) вне зародыша при хорошо развитом зародыше и приуроченности функции запасания веществ к семядоле. Исключением является *Scheuchzeria* со скудным эндоспермом. Семена без эндосперма в других подклассах однодольных встречаются редко. При этом эндосперм у них, как правило, замещен другой запасающей тканью: халазальным перисперма (*Cyanastraceae*), периспермом (*Agavaceae* и *Marantaceae*), сочетанием эндосперма с периспермом (*Zingiberaceae*, *Costaceae* и *Cannaceae*). Все эти случаи, равным образом как и редукция эндосперма у *Orchidales*, ничего общего не имеют с ситуацией, наблюдаемой у *Alismatidae*.

По строению зародыша среди алисматид выделяются *Ruppiaceae*, *Cymodoceaceae* и *Zosteraceae*. Необычная форма зародышей у представителей этих семейств служит предметом специальных морфологических исследований. В нераскрывающихся плодах семенная кожура превращается в бесструктурную пленку, что встречается неоднократно среди однодольных. Таким образом в процессе развития зародыша утилизируются не только эндосперм и нуцеллус, но и интегументы.

Структура семян определяет и свойственный представителям данных семейств способ прорастания. В отличие от многих однодольных среди семейств рассматриваемой группы порядков распространено надземное прорастание. Некоторые представители алисматид обладают рядом специфических черт строения зародыша и прорастания семени, входящих в характеристики соответствующих семейств и порядков. Сем. *Ruppiaceae* характеризуется своеобразной формой зародыша, обязанной разрастанию гипокотиля (или семядольного узла?). Оригинальное строение зародыша, свойственное представителям сем. *Zosteraceae*, до сих пор служит предметом дискуссии; по-видимому, здесь также имеет место разрастание гипокотиля, образующего щитковидную структуру (Taylor, 1957a, b; Терехин, Шибакина, 1985). Особенностью семени является также наличие крышечки, образованной интегументами. Своеобразный способ вскрывания перикарпия (как защитного покрова семени) при прорастании описан для *Potamogetonaceae* (Терехин, 1985).

Отсутствие эндосперма при наличии хорошо развитого зародыша, а также сочетающийся с этими признаками характер прорастания у представителей большинства *Alismatidae* ставят их в изолированное положение среди всех других групп однодольных. Это, безусловно, специализированное ответвление, эволюция которого шла в условиях водного образа жизни.

Выделение группы порядков, объединяемых ранее в порядках *Alismatales* и *Najadales*, в подкласс *Alismatidae* и определение положения этого подкласса в филогенетической системе как боковой слепой ветви древних лилиопсид (Тахтаджян, 1987) находят существенное обоснование в данных по сравнительной анатомии семян. Во многом отвечает анатомическим характеристикам семян и система порядков внутри подкласса *Alismatidae*. Так, вполне оправдано выделение на основании комплекса признаков из обширного пор. *Alismatales* самостоятельных порядков, в ряде случаев значительно различающихся по признакам анатомии семян. Вместе с тем некоторые семейства, сближающиеся по строению семян, при ревизии системы алисматид оказались в разных порядках. Это относится, в частности, к семействам *Ruppiaceae*, *Cymodoceaceae*, *Zosteraceae*, представители которых обладают весьма своеобразным и сходным между собой строением зародыша. Это еще раз свидетельствует о больших трудностях в установлении филогенетических отношений, так как в ходе диверсификации таксонов отбор должен был идти то по одним, то по другим признакам, оставляя какие-то из них в течение длительного времени без существенных изменений и создавая тем самым гетеробатмию.

Подкласс *Triurididae*. Совершенно оправдано, с точки зрения анатомии семян, рассмотрение пор. *Triuridales* в качестве обособленного надпорядка, составляющего подкласс *Triurididae*. В строении семян представителей этого порядка много специфического. Семена эндотестальные, нечасто встречающиеся среди однодольных и отличающиеся своеобразной трансформацией клеток эндотесты.

Подкласс *Liliidae*. Бывший порядок *Liliales* — самый большой среди однодольных (24 семейства) — считается исходным для нескольких их эволюционных линий, что само по себе уже предполагает его гетерогенность по разным признакам. В связи с этим порядок был подвергнут существенной ревизии при разработке нового варианта филогенетической системы Тахтаджяна. В основание подкласса *Liliidae* в новой системе поставлен надпорядок *Lilianae*, к которому отнесено значительное число порядков и семейств — от примитивного сем. *Melanthiaceae* до столь высокоспециализированного, как *Orchidaceae*. Надпорядок *Lilianae* включает большую часть семейств бывшего пор. *Liliales* (некоторые из них преобразованы в порядки, другие перегруппированы), а также порядков *Smilacales*, *Orchidales* и *Burmanniales*. Часть семейств бывшего пор. *Liliales* вынесена за пределы данного порядка. При рассмотрении представителей надпорядка *Lilianae* прежде всего необходимо, по-видимому, попытаться описать некий общий тип семени, распространенный среди представителей менее специализированного пор. *Liliales*. В самых общих чертах это — семя, развивающееся на основе анатропного крассинуцеллятного семязачатка с двумя интегументами, из которых чаще всего только наружный трансформируется в семенную кожуру (тестальные семена). В составе семенной кожуры имеются производные наружной эпидермы наружного интегумента и (по крайней мере отчасти) интегументальной паренхимы. Основной механический слой — экзотеста. Семя снабжено ариллусом или иного типа придатками. Зародыш маленький, но дифференцированный. Эндосперм содержит в качестве запасных веществ белки, липиды, а в некоторых семействах и крахмал. В качестве инкрустирующих веществ механического слоя в семенной кожуре могут присутствовать как лигнин, так и флобафены и меланин. Меланиновая корка, как правило, не образуется. Этот схематизированный «образ» семени выдерживается не во всех таксонах рассматриваемого порядка, и в ряде случаев отклонения довольно существенны. Так, по строению семян сем. *Cyanastraceae* явно выпадает из ряда других семейств пор. *Liliales*. Характерное для этого семейства семя с халазоспермом и крупной полушаровидной семядолей, запасающей крахмал, при отсутствии эндосперма и практически при отсутствии семенной кожуры является уникальным среди однодольных. Выделяются из общего ряда также семена *Iridaceae* наличием так называемого липоидного слоя и участием в формировании семенной кожуры также и тегмена (тестально-тегминальные семена).

Близко к наиболее распространенному среди *Liliales* типу примыкает семя пор. *Asparagales*. Вместе с тем характеристику этого тестального семени дополняет более сильная меланизация семенной кожуры — формирование меланиновой корки. Та же тенденция к созданию меланиновой корки прослеживается в пор. *Amaryllidales*. Некоторое отклонение от основного типа представляют собой семена *Asphodelaceae* (подсем. *Asphodeloideae*), у которых имеется дополнительный покров (третий интегумент) снаружи от семенной кожуры в виде двуслойного ариллуса. В подсем. *Anthericoideae* ариллус не развивается, за исключением некоторых видов, у которых формируется ариллоид (элайосом). В целом же именно в пор. *Amaryllidales* распространен наиболее ярко выраженный тип семян с меланиновой коркой. Такого типа семена встречаются среди представителей семейств *Philesiaceae* (пор. *Smilacales*) и *Stemonaceae* (пор. *Dioscoreales*). Все они относятся к семенам тестального типа, т. е. семенная кожура формируется на базе наружного интегумента с определенным участием интегументальной паренхимы. Из бывшего пор. *Smilacales* только у представителей семейств *Stemonaceae* (пор. *Dioscoreales* в новой системе) и *Philesiaceae* (пор. *Smilacales*) встречаются семена со слабо выраженной меланиновой коркой и близким к *Asparagales* и *Amaryllidales* типом строения семенной кожуры. У других семейств, ранее входивших в этот порядок (*Dioscoreaceae*, *Taccaceae*, *Trilliaceae*, *Smilacaceae*), наблюдается усиление роли внутреннего интегумента в формировании защитного покрова семени. В сем. *Smilacaceae* (пор. *Smilacales*) наружный интегумент полностью разрушается, в семенную кожуру трансформируется только внутренний интегумент, а в сем. *Taccaceae* (пор. *Taccales*) семенная кожура является производным обоих интегументов.

Семена без отчетливо выраженной меланиновой корки, но преимущественно тестальные, с более или менее многослойной тестой и вместе с тем часто сохраняющимися производными внутреннего интегумента, флобафенами, а иногда и лигнином в качестве инкрустирующих веществ характеризуют семейства *Iridaceae*, *Haemodoraceae*, *Velloziaceae*, *Phillydraceae*, выделенные в новой системе в качестве самостоятельных порядков. Что же касается сем. *Hypoxidaceae* (пор. *Haemodorales*), то при участии обоих интегументов в формировании семенной кожуры основным механическим слоем все же служит экзотеста, инкрустированная меланином. Таким образом, семена, распространенные в пор. *Haemodorales*, занимают в определенном отношении промежуточное положение между настоящими тестальными семенами большинства представителей надпорядка *Lilianae* и тестально-тегминальными семенами семейств *Iridaceae*, *Haemodoraceae* и *Velloziaceae*.

Бывшее сем. *Pontederiaceae* по строению семян, безусловно, не вписывается в надпорядок *Lilianae*, и выделение его в качестве порядка в другой надпорядок *Pontederianae* адекватно отражает данные анатомии семян. Что касается сем. *Philydraceae*, помещенного в тот же надпорядок, то представители этого семейства обладают уникальными по своему строению семенами, только в каких-то чертах сближающихся с семенами, представленными в семействе *Cyanastraceae*. Общей особенностью является наличие такой редко встречающейся среди *Liliidae* структуры, как халазальный вырост, называемый у представителей *Cyanastraceae* халазоспермом, а у *Philydraceae* — халазальным колпачком. Эти образования сходны по природе, однако одно только их присутствие не может, по-видимому, способствовать сближению семейств *Philydraceae* и *Cyanastraceae* в системе, так как наряду с указанной общей чертой семенам, распространенным в этих двух семействах, свойственны и существенные различия. В частности, у *Cyanastraceae* отсутствует эндосперм и интегументы не образуют на микропилярном конце зародышевой крышечки в отличие от *Philydraceae*, семена которых содержат эндосперм, а интегументы на микропилярном конце образуют зародышевую крышечку.

Из существенных, на наш взгляд, различий в строении семян представителей бывшего пор. *Liliales* в новой системе не нашли отражения следующие: только два семейства — *Philesiaceae* и *Dioscoreaceae* (теперь они в разных порядках) — характеризуются крупным, хорошо дифференцированным зародышем, в то время как для семейств *Stemonaceae*, *Trilliaceae*, *Smilacaceae* и *Taccaceae* характерны мелкие, слабо дифференцированные зародыши, доразвивающиеся в процессе прорастания. Впрочем, явление доразвития зародыша после отделения от материнского растения и при прорастании, тесно связанное с экологическими условиями произрастания растений, нуждается еще в исследовании в рамках всей системы растений.

Два близких между собой семейства пор. *Burmanniales*, сближаемые с *Iridaceae*, по строению семян очень сильно от них отличаются. Семенная кожура формируется обычно на основе малослойного наружного интегумента (тестальные семена), не образуя меланиновой корки. Эндосперм с эндоспермальным гаусторием, зародыш очень мало развит — черты специализации, связанные, по-видимому, с микоризным прорастанием. То же самое можно сказать и об орхидных. При наличии общих базовых признаков тестальные семена орхидных во многом отличаются от семян близких порядков, в том числе и от *Burmanniales*. Имеющиеся черты сходства с последними носят, по-видимому, конвергентный характер, обусловленный ранним вступлением зародыша в симбиоз с грибом — одной из важнейших особенностей прорастания семян орхидей. Своеобразно сконструированная семенная кожура («воздушный шар»), почти полная (или полная) редукция эндосперма и значительная редукция зародыша в сочетании с необычным способом «прорастания» семян с образованием протокорма полностью маскируют генетические связи между родственными структурами семян орхидных и других таксонов, объединенных в надпорядок *Lilianae*. Вместе с тем форма и строение семян в самом сем. *Orchidaceae* необычайно разнообразны и выразительны и широко используются для внутрисемейственной таксономии. Из этих признаков в последнее время особую популярность приобретают признаки ультраструктуры поверхности семян.

Уникальное строение семенной кожуры, свойственное представителям пор. *Bromeliales*, не имеет аналогов среди однодольных, хотя основной тип тестально-тегминального семени, к которому принадлежат и семена бромелиевых, можно встретить в порядках подкласса *Liliidae*, среди некоторых *Liliales*, *Philydrales*, *Velloziales*, *Hypoxidales*, *Haemodorales*, *Smilacales*. У *Bromeliales* и в эволюционной линии *Juncales—Cyperales* этот тип семени становится господствующим. У *Bromeliaceae* участие внутреннего интегумента в формировании защитного слоя становится обязательным еще и потому, что наружный интегумент часто трансформируется в различного рода придатки, выполняющие функции летательного аппарата. Способность наружного интегумента или его части превращаться при развитии семени в различные семенные придатки, имеющие определенное биологическое значение, в частности для распространения семян, — не редкость среди однодольных. В сущности из всех групп однодольных такая способность не проявляется только у алисматид, а также в порядках *Cyperales*, *Poales* и *Arecales*, при этом в большинстве случаев это совершенно определенно связано с тем, что единицей диссеминации служит плод и само семя не играет активной роли в этом процессе. Уникальность семян бромелиевых состоит главным образом в самом характере сложной дифференциации тканей как наружного, так и внутреннего интегумента, в результате которой возникают чрезвычайно своеобразные, неповторимые структуры семенной кожуры и семенных придатков. Таким образом, разнообразие семян у однодольных достигается не только за счет доли участия в формировании семенной кожуры наружного и внутреннего интегументов, что определяет основной тип семени, но и в значительной степени за счет специфической дифференциации тканей, определяющей направление и уровень специализации семян по отношению к их главной функции — диссеминации. В соответствии с этим семена, характеризующие большинство порядков, объединяемых в надпорядок *Lilianae*, за некоторым исключением могут быть квалифицированы как менее специализированные по сравнению с типами семян, распространенными в других порядках подкласса *Liliidae*. Исключение среди *Lilianae* составляют такие группы, как *Burmanniales* и *Orchidales*.

Тахтаджян отводит от одного корня с *Bromeliales* также и пор. *Zingiberales*. Однако при сходстве общего плана строения семенной кожуры есть ряд принципиальных особенностей в строении семян у большинства зингиберовых, выделяющих их из всех других таксонов однодольных. К наиболее характерным чертам их строения наряду с разнообразными придатками относится, например, своеобразная организация халазальной и микропилярной частей семени, наличие обильного перисперма, формирование специализированной зародышевой крышечки. Структура семян не вполне идентична во всех семействах, объединяемых в пор. *Zingiberales*, и не везде одинаково хорошо изучена. Вся совокупность названных признаков наиболее полно представлена в семействах *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Maranthaceae*, *Costaceae*. У считающегося наиболее примитивным сем. *Strelitziaceae* развитая эмбриостега описана только для представителей одного рода *Ravenala*. У *Heliconiaceae* не развивается ни присемянник, ни микропилярный воротничок, на основе которого обычно формируется зародышевая крышечка. Это, совершенно очевидно, связано с тем, что плоды у представителей этого семейства невскрывающиеся и указанные структуры не могут иметь функционального смысла. Однако (и это очень показательно) в редуцированном виде зачатки микропилярного воротничка и эмбриостеги выявляются в процессе развития семени у представителей этого семейства. Своеобразие сем. *Strelitziaceae* составляет и присутствие эндосперма при наличии и перисперма. Несколько отличаются от общего типа и семена *Cannaceae* с сильно развитой халазой. Интегументы становятся самостоятельными только в зоне микропиле, участвуя при этом в формировании микропилярного воротничка и крышечки. Обширная халаза образует своеобразный халазальный вырост. Принципиальное отличие зингиберовых от бромелиевых составляет также отсутствие у первых меристематической активности во внутреннем интегументе и полное переключение морфогенетических функций на наружный интегумент. По преимущественному участию наружного интегумента в формировании зародышевой крышечки, а также по специфической дифференциации тканей в халазальной части семени зингиберовые ближе всего к некоторым семействам пор. *Commelinales*. С *Commelinaceae* их также сближает отложение кремнезема в семенной кожуре. Однако у представителей последнего порядка отсутствует перисперм и нет специфической дифференциации на халазальном конце семени. Кроме того, в целом в пор. *Commelinales* большая роль в формировании семенной кожуры принадлежит внутреннему интегументу, а не наружному, как у *Zingiberales*. У представителей пор. *Commelinales*, особенно в сем. *Commelinaceae*, есть еще одна отличительная черта в структуре семени. Она относится к зародышу и сближает эту группу растений, с одной стороны, с пальмами, с другой — со злаками. В связи с этим помещение пор. *Poales* в одну эволюционную группу с *Commelinales* представляется вполне закономерным с точки зрения анатомии семян. Представители пор. *Eriocaulales* сходны с коммелиновыми только базовыми признаками строения семян: у тех и других они тестально-тегминальные. По всем остальным признакам они отчетливо различаются. Надпорядок *Hydatellanae*, отведенный от самого основания ветви *Commelinales—Resionales—Poales*, действительно по строению семян сильно отличается от всех порядков группы *Commelinanae*. Семена тестальные в отличие от сближаемых с *Hydatellales* и *Centrolepidaceae* (пор. *Restionales*); имеются обильный перисперм и крышечка, образованная внутренним интегументом (в отличие от *Commelinales* и *Zingiberales*, где зародышевая крышечка формируется наружным интегументом).

Пленчатая семенная кожура, иногда сохраняющая остатки клеточной структуры, хорошо развитый эндосперм с алейроновым слоем сближают семена злаков с семенами некоторых *Restionales*. Вместе с тем остается своеобразие их зародыша, который трудно сравнивать с зародышем большинства представителей *Liliidae*. В некоторых своих чертах дифференцированный зародыш злаков имеет сходство с зародышем коммелиновых, осок и пальм. Именно зародыши в этих группах могут, по-видимому, составить единый морфогенетический ряд.

Подкласс *Arecidae*. В структуре репродуктивных органов пальм наряду с общими, достаточно консервативными, признаками, удерживающимися у представителей разных групп этого обширного семейства, отмечается присутствие дивергирующих признаков, характеризующих внутрисемейственные подразделения. Общим для семейства признаком строения семян является наличие массивного эндосперма, содержащего запас питательных веществ не только в протопластах клеток, но и в клеточных оболочках в виде резервной гемицеллюлозы. В отличие, например, от эндосперма злаков эндосперм пальм структурно более или менее однороден и лишен алейронового слоя.

Наличие или отсутствие руминации эндосперма, а также различные способы руминации принадлежат к тем признакам, которые характеризуют разнообразные линии развития внутри пальм. К таким же дивергирующим признакам относятся строение проростка и способы прорастания. Общий план строения зародыша, доразвивающегося в процессе прорастания, более или менее одинаков у всех *Arecales*. Семядоля дифференцирована на несколько различных по структуре и функции частей: дистальная часть, остающаяся внутри семени, функционирует как гаусторий, постепенно разрастаясь и вытесняя эндосперм; выходящая из семени влагалищная часть семядоли вытягивается в трубку и образует иногда на дистальном конце язычок (лигулу). Форма и размеры влагалищной части семядоли варьируют, в соответствии с этим различают и разные типы проростков, свойственные различным категориям пальм.

Отмеченные выше общие черты в морфогенезе зародыша представителей двух независимых линий развития — *Commelinales—Restionales—Poales*, с одной стороны, и *Arecales* — с другой, свидетельствует о некоторой общности путей формирования однодольного зародыша, о том, что зародыш злаков при всей своей оригинальности строения все же не лишен аналогов среди других покрытосеменных. Вместе с тем две названные эволюционные линии однодольных расходятся столь существенно, что данные сравнительной анатомии семян вполне могут быть использованы для обоснования их положения в разных подклассах системы однодольных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 317 с. — *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Терехин Э. С.* Семейство *Nepenthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. М.; Л: Наука, 1985. С. 84. — *Терехин Э. С.*, *Шибакина Г. В.* Семейство *Zosteraceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 59—62. — *Boesewinkel F. D.*, *Bouman F.* The seed: Structure // Embryology of angiosperms. Ed. B. M. Johri. Berlin; Heidelberg, 1984. P. 568—610. — *Corner E. J. H.* The seed of dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. 311 p.; vol. 2. 552 p. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperm // J. Lin. Soc. London (Bot.). 1980. Vol. 80, N 2. P. 91—124. — *Dahlgren R. M. T.*, *Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London, 1982. 378 p. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. München, 1969. Bd 8, Hf. 2. S. 219—538. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. 365 S. — *Pijl L. van der.* Sarcotesta, aril, pulpa and the evolution of angiosperm fruit. I, II // Proceedings Koniklijke nederl. Acad. Wetenschappen. 1955. Ser. C. Vol. 58. N 2. P. 307—312; N 3. P. 154—161. — *Singh B.* Development and structure of angiosperm seed. I. Review of Indian work // Bull. Nat. Bot. Gard. Lucknow. 1964. N 89. P. 1—115. — *Takhtajan A.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46, N 3. P. 225—359. — *Taylor A. R. A.* Studies of the development of *Zostera marina* L. I. The embrio and seed // Can. J. Bot. 1957a. Vol. 35, N 4, P. 477—499. — *Taylor A. R. A.* Studies of the development of *Zostera marina* L. 2. Germination and seedling development // Can. J. Bot. 1957b. Vol. 35. N 5. P. 681—695.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 I 1990.

SUMMARY

The analysis of seed structural diversity in monocotyledons has been carried out based on data from «The Comparative Anatomy of Seeds» (Nauka Publishing House, 1985, Vol. 1). The recognized types of seed cover structure, reserve substance distribution, embryo structure variations and way of germination allowed to outline the main trends of evolutionary advancement of these structures. The trends were compared with the most recent diagram of phylogenetic system.

УДК 581.46 : 582.635.5

© 1990

И. А. Грудзинская

К ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКОВ И СОЦВЕТИЙ В СЕМЕЙСТВЕ *URTICACEAE*

I. A. GRUDZINSKAYA. ON THE EVOLUTION OF FLOWERS AND INFLORESCENCES IN THE *URTICACEAE* FAMILY

Изучены двуцветковые женские соцветия у родов *Rousselia* и *Hemistylis*; выявленные 2 типа соцветий соответствуют двум типам диссеминации: анемохории и зоохории.

Переход к раздельнополым цветкам в *Urticaceae* связан с необходимостью нарушить константность отношения между числом доноров пыльцы (тычинок) и числом ее реципиентов (пестиков). В обоеполых цветках это соотношение жестко скоррелировано: его варьирование влечет за собой изменение строения цветка. Переход к раздельнополым цветкам позволяет менять величину данного соотношения за счет развития большего или меньшего числа мужских цветков.

У видов *Parietaria* обоеполость цветков, судя по их строению, вторична и могла возникнуть в результате неудач перекрестного опыления.

Эволюция цветков и соцветий в семействе идет в направлении редукции и олигомеризации, что в отдельных таксонах привело к предельному уменьшению числа членов цветка или числа мужских цветков. В дальнейшем это, вероятно, вызовет усиление роли апомиксиса и вегетативного размножения.

В соотношении понятий «цветок»—«соцветие» цветок рассматривается как обособленное целое и в то же время как элементарная единица соцветия, т. е. как элементарное соцветие.

Соцветия сем. *Urticaceae*, как и всего порядка *Urticales*, исследовались неоднократно. Большой интерес к ним понятен, соцветия этой группы необычайно разнообразны, нередко чрезвычайно сложны и крайне специализированы. Многообразие и сложность соцветий как бы компенсируют простоту строения, незначительность размеров и невзрачность их цветков.

В прошлом веке соцветиям пор. *Urticales* уделяли внимание многие исследователи, в том числе и ведущие морфологи и систематики мира (Weddell, 1856—1857; Payer, 1857; Baillon, 1860; Eichler, 1875; Goebel, 1880; Čelakowský, 1893). Особенно много для понимания строения цветков и соцветий крапивных дали прекрасно выполненные, ботанически грамотные рисунки в монографии H. A. Weddell, посвященной сем. *Urticaceae*, которые до сих пор используются в ботанических руководствах. Специальное исследование соцветий пор. *Urticales* по поручению K. Goebel провел М. И. Голенкин, опубликовавший результаты своей работы в конце века (Golenkin, 1894; Голенкин, 1895). Выяснению строения и особенностей формирования соцветий крапивных способствовали работы Goebel (1880, 1931) и его ученика F. Bernbeck (1932), изучивших онтоморфогенез наиболее сложных соцветий крапивных. К оригинальным выводам, противоречащим представлениям классической морфологии, пришла R. Reviéres (1956, 1957) после анализа строения цветков и соцветий представителей почти всех триб сем. *Urticaceae*. Определенное влияние на изучение соцветий оказали работы W. Troll, особенно его фундаментальная монография по соцветиям, в которой были ревизованы представления о строении соцветий, их классификациях, типологии, терминологии и пр. (Troll, 1964, 1969). К сожалению, работа осталась незавершенной, и специального раздела, посвященного крапивоцветным, в ней нет.

Строение и эволюцию соцветий крапивоцветных рассматривали в ряде фундаментальных работ в связи с морфогенетическими и филогенетическими построениями (Corner, 1962; Тахтаджян, 1964; Cronquist, 1981, 1988). Специально занимались соцветиями этой группы и систематики (Ярмоленко, 1941; Грудзинская, 1966; Berg, 1977). Эти работы внесли много поправок в представления о строении соцветий конкретных групп.

В результате проведенных исследований выявились общие закономерности эволюции соцветий крапивоцветных и основные их типы. Исходной формой соцветия признан дихазий, что, впрочем, было принято большинством исследователей и в прошлом веке. Исходным типом цветка признан обоеполый цветок. И все же, несмотря на многочисленные исследования, еще много неясного в строении соцветий отдельных групп, в особенностях их развития, а также в эволюции как соцветий, так и цветков крапивных.

1. Двуцветковые соцветия у *Rousselia* и *Hemistylis*

В процессе длительного изучения соцветий сем. *Urticaceae* наиболее детально были исследованы самые сложные соцветия. Досконально разобрались в строении сложнейших соцветий *Procris frutescens*, *Elatostema sessile*, *E. robustum*, *Urtica dioica*, *U. membranacea* и мн. др. (Goebel, 1880, 1931; Голенкин, 1895; Bernbeck, 1932; Troll, 1964). В то же время ряд гораздо более просто устроенных соцветий не был подвергнут детальному анализу, а поскольку строение этих соцветий и их генезис имеют определенное значение в понимании эволюции соцветий всего семейства крапивных, мы разберем их более подробно. Особенно интересна в этом отношении триба *Parietarieae*. Это небольшая группа, включающая 6 родов и примерно 30—36 видов, распространенная на территории Древнего Средиземья в самом широком его понимании, т. е. включая и Американское Средиземье. За его границы заходят только представители рода *Parietaria*, которые в пределах, ограниченных высокими широтами, распространены почти космополитно. В трибе *Parietarieae* нас интересуют происхождение и развитие своеобразных двуцветковых соцветий (*Rousselia*, *Hemistylis*), а также происхождение обоеполых цветков и строение соцветий у видов рода *Parietaria*.

У родов *Rousselia* и *Hemistylis*, распространенных в Американском Средиземье, развиваются своеобразные двуцветковые женские соцветия, слабо изученные и характеризуемые как «очень далекие от дихазия» (Ярмоленко, 1941). У обоих родов мужские соцветия дихазиального типа: сережковидные, или мужские, цветки собраны в пучок; необычность же строения женских соцветий подтвердили и наши исследования.

Типичное женское соцветие у *Rousselia humilis* формируется в пазухе прицветного листа и состоит из 2 сидячих супротивно расположенных цветков, разделенных в основании очень узкой зоной цветоложа. Цветок состоит из плоской завязи, оканчивающейся сидячим расчлененным рыльцем; околоцветник неразделенный, в виде тонкой пленки прикрывает завязь и остается при плодах. Каждый цветок с наружной стороны прикрыт цельнокрайной полукруглой оберткой 3—4 мм дл. В ходе развития соцветия в соплодие его парные цветки вместе с обертками отклоняются от вертикального положения в противоположные стороны, лишь их основания остаются сближенными. Ко времени созревания плодов соплодие полностью раскрывается и плоды принимают горизонтальное положение. Сверху плоды совершенно открыты и как бы лежат на пленчатых крыловидных обертках, сами плоды тоже окаймлены узкими крыловидными выростами краев околоцветника. Такой тип развития соцветий не свойствен представителям *Urticaceae* и, вероятно, может рассматриваться как оригинальный процесс, в результате которого выработалось приспособление к анемохории (напомним, что Goebel (1931), классифицируя плоды и соплодия крапивоцветных по типу их распространения, не указал среди *Urticaceae* анемохорных представителей).

Соцветия остальных двух видов из типового подрода *Rousselia* развиваются аналогично, однако у *R. impariflora* в соцветии развивается лишь один цветок, второй — редуцирован.

Совершенно иначе устроены и развиваются женское парциальное соцветие и соплодие у единственного представителя подрода *Bissea* — *R. cubensis*. В этом случае каждый из парных цветков заключен в 3—5-зубчатую обертку, в основании которой помимо цветка развиваются еще два боковых специализированных образования, которые мы рассматриваем как модифицированные рудименты боковых цветков. По мере развития плода они прикрывают его сверху, выполняя таким образом защитную функцию. В процессе развития соцветия в соплодие и обертки, и плоды сохраняют вертикальное положение, при этом соплодие не только не «распадается», а, наоборот, скрепляется разрастающимися тканями цветоложа, рудиментов цветка и срастающимися в нижней части обертками. К моменту спелости плодо́в соплодие выглядит как 6—10-зубчатая чашечка, внутри которой заключены («замурованы») оба плода. Ни обертки, ни соплодие в целом, ни сами плоды не имеют приспособлений для переноса ветром. Зоохория, по-видимому, — единственный способ их распространения.

Поразительное сходство с соцветиями у *Rousselia* обнаруживают соцветия *Hemistylis*. По общему габитусу виды этого рода напоминают бемерии и представлены кустарничками или даже небольшими кустарниками, но их женские соцветия и цветки так же устроены и так же развиваются, как у видов *Rousselia*. Более удивительно, что, несмотря на своеобразие и необычность обоих типов женских соцветий у *Rousselia*, женские соцветия видов рода *Hemistylis* представлены аналогичными двумя типами. У *H. macrostachya* и *H. velutina*, как и в типовой секции *Rousselia*, соцветия развиваются в раскрывающиеся соплодия с околоцветником, имеющим при плоде крыловидную окраину. Соцветие у *Hemistylis boehmerioides* очень близко к соцветиям, свойственным *Rousselia cubensis*, и так же формируется в нераскрывающееся соплодие. По-видимому, параллелизм в строении соцветий у видов этих родов объясняется проявлением гомологической изменчивости признаков. Что же касается проблемы происхождения таких соцветий, то здесь может помочь изучение их формирования и сравнение с особенностями образования соцветий в других родах семейства.

Как показал Bernbeck (1932), слитные сложные соцветия у видов *Procris* формируются по типу дихазия, но крайне модифицированного. По его данным, у *P. frutescens* на апексе репродуктивного побега, закладывающегося в пазухе листа, появляются в начале 2 прицветника, вслед за ними должен бы появиться примордий первого цветка дихазия, но он полностью редуцирован, вместо него в центре апекса образуется бороздка и по бокам возникают еще 4 прицветника (оси второго порядка тоже редуцированы). Затем разовьется еще бороздка, перпендикулярная первой, и несколько прицветников, прежде чем появятся зачатки цветков и сформируется многоцветковое соцветие с мясистым округлым цветоложем и полупогруженными в него цветками. У *Rousselia humilis* начальные стадии развития соцветия идут по такому же типу, но в отличие от рассмотренного уже вслед за образованиями 4 прицветников возникают зачатки 2 цветков дихазия, они и разовьются в двуцветковое соцветие с цветками, разделенными бороздкой, проходящей через все цветоложе, — это как бы зона полностью редуцированного первого цветка дихазия.

Таким образом, сопоставление формирования сложных многоцветковых соцветий *Procris* с образованием двуцветковых соцветий у *Rousselia* дает основание считать, что они строятся по одному плану и что исходным типом для обоих соцветий был дихазий. Трансформация дихазия у *Rousselia* связана с редукцией первого цветка, разграничением апекса на две равные зоны и редукцией осей второго порядка, вследствие чего цветки сидячие. Среди изученных соцветий наиболее примитивным считаем соцветие у *R. cubensis*. У него помимо 2 функционирующих могут развиваться еще 4 редуцированных цветка, выполняющих лишь защитную функцию. Обертка соцветия 3—5-лопастная, и ее жилкование не оставляет сомнений в происхождении от срастания 3—5 частей (брактей), соцветие и соплодие нераспадающиеся, характерна зоохория. Менее четко выражены примитивные черты в соцветиях у рода *Hemistylis*. Близкими по специализации к *Rousselia cubensis* являются двуцветковые соцветия у *Hemistylis boehmerioides* с нераскрывающимися зоохорными соплодиями. Следующую ступень в эволюционном ряду соцветий занимают соцветия видов *H. macrostachya* и *H. velutina*, у них защитную функцию выполняет лишь центральная часть обертки, боковые лопасти сильно редуцированы (сужены до предела). Соцветия и соплодия раскрывающиеся. Околоцветник при плодах образует крыловидную кайму, что в сочетании с раскрывающимся соплодием и пленчатым окаймлением обертки служит явным доказательством анемохории. Такого же типа строение соцветия у *Rousselia humilis*, с той только разницей, что обертка у этого вида еще более специализирована: нерасчлененная и цельнокрайная, она уже не несет признаков срастания или редукции частей.

Эволюционный ряд завершают соцветия *R. impariflora* — это уже одноцветковые соцветия, второй цветок полностью редуцирован, его недоразвитая обертка прикрывает с вентральной стороны единственный функционирующий цветок соцветия.

Как видно из сказанного, эволюция соцветий у исследованных родов идет по пути, характерному для соцветий большинства групп цветковых растений, т. е. в направлении редукции и олигомеризации органов и их частей. В то же время эти процессы приводят к образованию новых оригинальных структур и приспособлений. Возникает новый тип двуцветкового соцветия, появляются обертки, выполняющие функцию защиты завязи и плода. Такую же защитную роль играют редуцированные цветки (*R. cubensis*). Формируется тип распадающихся соплодий, что в сочетании с образованием крыловидных выростов у околоцветника (при плодах) и пленчатыми краями оберток создает условия для анемохории — явления в сем. *Urticaceae* чрезвычайно редкого. Все это хорошо иллюстрирует и подтверждает высказанное А. Л. Тахтаджяном (1964 : 108) положение: «. . . нередко возникновение той или иной формы соцветия связано с возникновением определенного типа соплодия и с приспособлением для распространения плодов и семян».

2. От обоеполых цветков к однополым

В сем. *Urticaceae* цветки, за очень небольшим исключением, однополые, однако наличие у них более или менее четко выраженных рудиментов гинецея или тычинок навело на мысль, что обоеполые цветки были характерны для крапивных еще сравнительно недавно. У видов рода *Achudemia* они сохранились и до настоящего времени и функционируют наряду с мужскими и женскими цветками.

Переход от обоеполых цветков к однополым обычно считают одним из путей повышения эффективности перекрестного опыления за счет ограничения самоопыления. Образование однополых цветков связывают также и «с другими функциями растения, например с распространением диаспор» (Фегри, Пейл ван дер, 1982 : 66). В сем. *Urticaceae* у представителей самой крупной трибы *Procrideae* плоды распространяются при помощи стаминодиев: в результате их резкого выпрямления плоды выбрасываются иногда на сравнительно большое расстояние. Хотя в этом случае трудно установить причинно-следственные отношения (видимо, оригинальное распространение плодов возникло уже после того, как цветки стали однополыми), связь между этими явлениями несомненна.

Нам хотелось бы обратить внимание еще на одну особенность фиксированных обоеполых цветков, не благоприятствующую эффективности перекрестной анемофилии. Это константность отношения между числом органов цветка, в данном случае между числом тычинок (доноров пыльцы) и пестиков (реципиентов).

У большинства крапивных в раздельнополых цветках (судя по соотношению числа функционирующих и рудиментарных тычинок и пестиков) рассматриваемое соотношение равно 4 : 1 (с возможными колебаниями от 5 : 1 до 2 : 1). Эта корреляция между числом доноров пыльцы и числом реципиентов должна быть жесткой, поскольку даже небольшое ее варьирование повлекло бы за собой изменение структуры цветка.

В то же время в различной экологической обстановке для успеха анемофилии требуется разное количество пыльцы (при прочих равных условиях) (см. также: Геодакян, 1978). Можно представить, насколько разным должно быть количество пыльцы, необходимой для перекрестного опыления у представителей крапивных, если семейство имеет почти космополитный ареал, а экологические ниши, занимаемые его многочисленными видами, отличаются необычайным разнообразием, учитывая при этом, что в пределах семейства один тип опыления (анемофилия) и один способ освобождения пыльцы («взрывной»), близкие размеры и строение цветков, несколько разнятся лишь типы рыльцевых поверхностей.

Если бы у крапивных цветки оставались обоеполыми, то строгая корреляция между органами цветка не позволила бы увеличить количество пыльцы (число тычинок) иначе, как за счет увеличения общего числа цветков, а это привело бы к непроизводительной трате органического материала. Переход же к однополым цветкам позволил в очень широких пределах расширить возможности изменения соотношения между числом тычинок (доноров) и пестиков. Оно может изменяться значительно и неоднократно просто за счет развития на растении большего или меньшего числа мужских (или женских) цветков. Насколько необходима мобильность этой связи, можно судить по соотношению мужских и женских цветков у современных крапивных. В одних группах мужских цветков развивается во много раз больше, чем женских (у видов *Hemistylis*), в других — мужских цветков лишь в несколько раз больше или женских и мужских почти одинаково (у *Rousselia*), иногда мужских цветков несравненно меньше, чем женских (у многих видов *Boehmeria*), или мужские цветки до сих пор еще неизвестны. У представителей рода *Pilea* мы встретились со всеми рассмотренными вариантами.

Таким образом, переход к раздельнополости у крапивных, надо полагать, в той или иной степени предотвратил неоправданные расходы энергии на производство излишней пыльцы и не только способствовал успешному перекрестному опылению, но и повысил его экономичность. Эволюционная перспективность этого перехода была очевидной.

3. Возврат к обоеполым цветкам у *Parietaria*

Представители рода *Parietaria* стоят особняком в семействе крапивных вследствие отсутствия мужских цветков и развития полигамных: обоеполых и женских. Возможно, поэтому его цветки и соцветия неоднократно привлекали внимание исследователей. Еще в прошлом веке Weddell показал своеобразную корреляцию между изменением формы соцветия (от дихазия до двойной извилины), изменением числа брактей (от 1 до 3) и изменением пола цветков (от женских до обоеполых) (Weddell, 1856—1857; табл. 17, рис. 17, 18, 21, 28). Позднее А. В. Ярмоленко (1941) расширил эти исследования и подтвердил выявленные

Weddell закономерности для всех видов типовой секции. Он установил, что, пока соцветие развивается как дихазий (а так развивается оно обычно не далее 3-го порядка осей), формируются женские цветки и образуются они в пазухе одной брактеи. При переходе соцветия к двойной извилине появляются преимущественно обоеполые цветки, которые развиваются в пазухах 2-й или 3-й брактей. Если сравнить этот тип формирования соцветия с рассмотренным выше у *Procris* и *Rousselia*, выявляются общие тенденции. Действительно, при переходе к двойной извилине на апексе соцветия появляется брактея, но в пазухе ее цветок не развивается, одна из осей дихазия полностью редуцируется, вместо этого появляется брактея цветка следующего порядка, а в ее пазухе (точнее, в пазухе двух брактей) — модифицированный (обоеполый) цветок. Таким образом, в соцветиях у представителей этой секции появление обоеполого цветка происходит после некоторой задержки и сам цветок принадлежит оси следующего порядка (он как бы «перескакивает» через порядок ветвления).

Что же касается происхождения самих обоеполых цветков в секции париетария, то мы не можем рассматривать их как сохранившийся предковый тип обоеполого цветка крапивных. Вероятно, это новообразования, связанные с возвратом к обоеполому цветку.

При просмотре этих цветков в процессе их формирования создается впечатление, что они вначале были детерминированы как мужские цветки и на ранних стадиях формировались по типу мужских цветков крапивных. Об этом говорит округлая форма цветка, его небольшие размеры и, что особенно важно, наличие в центре цветка бугорка (в мужских цветках крапивных он рассматривается как рудимент гинецея). В обоеполых цветках гинецей формируется именно на этом бугорке, а не на «исходной» плоской или слабо вогнутой части цветоложа, как это происходит у женских цветков постенниц. Дальнейшее развитие обоеполого цветка в типовой секции связано с резким увеличением длины околоцветника за счет интеркалярного роста его долей, расширяющихся кверху; впоследствии доли срастаются в трубку, оканчивающуюся 4 широкими треугольными образованиями, плотно закрывающими цветок. К моменту созревания плода околоцветник становится пленчатым жестким, плотно охватывает плод и вместе с ним опадает. Эти цветки по структуре и функционально обоеполые и составляют основную массу цветков в секции *Parietaria*. В секции *Parietariella*, как утверждает Ярмоленко (1941), развиваются только обоеполые цветки, развитие их идет по такому же типу, как и в предыдущей секции. В противоположность этому в секции *Freirea* обоеполых цветков исключительно мало и они стерильны; на это указывал и Weddell (1873). У видов этой секции околоцветник у обоеполых цветков после цветения почти не разрастается, не твердеет и остается 4-членным, столбик не развивается и рыльца быстро опадают, форма цветка остается округлой, напоминающей мужской цветок крапивных. Соцветие состоит в основном из женских цветков с единичным участием обоеполых (стерильных).

Таким образом, обоеполые цветки в пределах рода *Parietaria* формируются по-разному, неодинаково их число и роль в соцветиях у представителей разных секций.

Теоретически можно предположить, что возврат к обоеполым цветкам у постенниц связан с недостаточной эффективностью перекрестного опыления, что в свою очередь объясняется неблагоприятной для анемофилии экологической обстановкой, в которой находятся *Parietaria*, а также изолированностью их популяций. Как известно, постенницы обычно произрастают в местах с повышенной влажностью воздуха и субстрата небольшими изолированными популяциями (иногда это куртины отдельных растений). Они растут у подножий отвесных скал или в их расщелинах, у оснований крупных камней, по каменистым осыпям. Такая разобщенность анемофильных растений, сочетающаяся с неблагоприятной экологической обстановкой, не способствует успешному перекрестному опылению. Гейтоногамия тоже могла быть затруднена в связи с неодновременностью развития мужских и женских цветков. Возврат же к обоеполым цветкам создает благоприятные возможности для самоопыления, поскольку «. . . у бифункционального ветроопыляемого цветка воспринимающая поверхность обычно перегружена своей собственной пыльцой. . .» (Фегри, Пейл ван дер, 1982 : 65). Переход постенниц к обоеполым цветкам можно рассматривать как своего рода страховку, позволяющую растениям довольствоваться самоопылением, если по той или иной причине перекрестное опыление не осуществилось.

Что же касается секции *Freirea*, то в сущности у ее представителей бифункциональные цветки не сформировались. Морфологически эти цветки обоеполые, но они стерильны и функционируют лишь как мужские. Их на растении исключительно мало, и поскольку только они дают пыльцу, то ее явно недостаточно для опыления множества женских цветков. Несмотря на это, растения обильно плодоносят, что наводит на мысль о возможности апомиксиса, тем более что он отмечен в близкой трибе *Procrideae* (у видов *Elatostema* и, возможно, *Pilea*). Предположение об апомиксисе связано еще и с тем, что именно подрод *Freirea* имеет необычайно обширный ареал как по сравнению с распространением типового подрода, так и других родов трибы. Он объединяет только однолетние растения, и их распространение по всем континентам трудно объяснить иначе (учитывая небольшое количество вырабатываемой пыльцы), чем подключением партеногенеза.

Таким образом, анализ развития цветков и соцветий у видов рода *Parietaria* позволяет предположить, что их обоеполые цветки являются вторичными образованиями. Возврат к обоеполым цветкам, вероятно, обусловлен недостаточной эффективностью анемофилии в изолированных популяциях постенниц и предполагает включение самоопыления хотя бы как страхующего действия при неэффективной перекрестной анемофилии. В секции *Freirea* возврата к полноценным обоеполым цветкам не произошло, но возникла резкая диспропорция между числом женских и мужских («обоеполых») цветков, что, возможно, стимулировало апомиктическое размножение.

4. Цветки или соцветия?

Последние работы, специально посвященные эволюции цветков и соцветий в семействе крапивных, были выполнены французской исследовательницей Reviéres (1956, 1957). Начав исследование с видов *Parietaria*, она пришла к заключению, что их обоеполые цветки являются соцветиями. Этот оригинальный вывод, расходящийся с обычными представлениями, основывался на идеях L. Emberger (1949, 1964), неоднократно подчеркивавшего отсутствие принципиальной разницы между цветком и соцветием. Он считал, что для морфологов различение понятий «цветок» и «соцветие» лишено смысла, и рассматривал цветок как соцветие, ось которого предельно сжата. Отметив, что в префлоральной стадии части цветка возникают на оси последовательно как отдельные структуры (тычинки, пестики), он назвал их «элементарными цветками». По его представлениям, например, цветок *Colchicum autumnale* является соцветием и состоит из 6 мужских и 3 женских элементарных цветков (Emberger, 1964). В соответствии с этими представлениями Reviéres, изучив цветки и соцветия крапивоцветных, назвала обоеполый цветок *Parietaria* соцветием, состоящим из 5 элементарных цветков: 4 мужских (4 тычинки с прилежащими долями околоцветника) и 1 женского (1 пестик).

Несмотря на, казалось бы, резкое различие взглядов Reviéres на обоеполые цветки постенниц от классических представлений, в сущности различия не так уж существенны и скорее связаны с разными точками отсчета. Укороченная ось цветка принимается за ось соцветия, части цветка — за элементарные цветки. Цветок в целом — за соцветие. Проблема все та же. Трудность отграничения «цветка» от «соцветия» — эта проблема не снята и в настоящее время (Тихомиров, 1989). Введение понятия «элементарный цветок» не помогло решению проблемы хотя бы потому, что найти границы элементарных цветков в многочленных цветках семейств *Rosaceae*, *Ranunculaceae* и многих других практически невозможно, так же как и в сложноустроенных цветках со сросшимися покровами, тычинками и пр.

У крапивных, цветки которых, как известно, отличаются простотой строения, самостоятельно функционирующие элементарные цветки появляются в самой подвинутой трибе *Forsskaoleae*. Эти цветки, состоящие из одного пестика (виды *Forsskaolea*, *Drougetia*) или из одной тычинки, окруженной околоцветником (виды *Forsskaolea*, *Drougetia*, *Didymodoxa*), занимают место в самом конце эволюционного ряда, они крайне специализированы и предельно редуцированы. Элементарный цветок у крапивных — это заключительный этап эволюции цветка — его деградация (еще одна причина, заставляющая нас отказаться от использования термина «элементарный цветок»).

В соотношении понятий «цветок»—«соцветие» есть основание использовать в качестве элементарной единицы «цветок» в его классическом понимании. Цветок — это биологическое единство (Emberger, 1964), т. е. единство морфологическое, функциональное, физиологическое. Члены цветка скоррелированы по числу, размеру, соотношению, расположению, последовательности формирования, функционирования и пр. Цветок представляет собой обособленное целое, и в то же время он — часть соцветия, его элементарная единица, следовательно, сам цветок может рассматриваться как элементарное соцветие. Использование этого понятия, вероятно, будет полезным в решении некоторых вопросов морфологии репродуктивных органов.

Что же касается обоеполых цветков у рода *Parietaria*, то у нас нет оснований считать их соцветиями, мы относим их к цветкам, как и все остальные цветки сем. *Urticaceae*.

Заключение

Общее направление эволюции цветков и соцветий в сем. *Urticaceae* (Weddell, 1856—1857; Голенкин, 1895; Goebel, 1931; Bernbeck, 1932; Berg, 1977) полностью соответствует современным представлениям об эволюции репродуктивных органов цветковых растений как процессе, связанном в основном с редукцией и олигомеризацией (Тахтаджян, 1954, 1964, 1966; Corner, 1964; Первухина, 1970; Майр, 1974; Грант, 1980; Cronquist, 1981, 1988). Это направление неизбежно ведет к уменьшению как числа репродуктивных органов, так и числа их частей. Происходящие изменения закономерны, поскольку параллельно повышается эффективность полового размножения и вырабатываются самые различные приспособления для повышения его экономичности. Однако направленность эволюционного процесса остается прежней, и его логическим концом должно быть предельное уменьшение числа органов цветка (что и происходит в наиболее специализированных трибах крапивных) и уменьшение числа цветков (чаще это касается мужских цветков и проявляется у отдельных таксонов из триб *Procrideae*, *Parietarieae*, *Forsskaoleae*). Указанные изменения ведут к постепенному снижению значения полового размножения по сравнению с апомиксисом и особенно вегетативным размножением. Этот вывод не сулит блестящих перспектив крапивным и скорее говорит о регрессе.

В то же время среда как один из наиболее важных эволюционных факторов изменяется в настоящее время непредсказуемо быстро; помимо всех прочих неоднократно обсуждавшихся отрицательных воздействий человека на природу, включая и катастрофически быстрое уничтожение естественного растительного покрова, происходит и закономерное нивелирование экологических ниш, сглаживание их многообразия. Это упрощение среды может создать благоприятные условия для биологического процветания крапивных, но оно осуществится, вероятно, в основном за счет апомиксиса и вегетативного размножения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геодакян В. А. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 5. С. 743—752. — *Голенкин М. И.* Материалы для характеристики соцветий крапивоцветных // Учен. зап. Моск. ун-та. 1895. № 12. С. 4—80. — *Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с. — *Грудзинская И. А.* Соцветия видов *Ulmus* // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 1. С. 15—27. — *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 1974. 460 с. — *Переухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 168 с. — *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 214 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тихомиров В. Н.* О плодах и соплодиях // Бюл. МОИП. 1989. Вып. 3. С. 59—65. — *Фегри К., Пейл Л. ван дер.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с. — *Ярмоленко А. В.* Опыт построения системы рода *Parietaria* и родственных ему форм // Флора и систематика высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 319—330. — *Baillon H.* Memoire sur le dèveloppement du fruit des Morées // Adansonia. 1860. T. 1. P. 384. — *Berg C. C. Urticales*, their differentiation and systematic position // Plant Syst. Evol. Suppl. 1977. Vol. 1. P. 349—374. — *Bernbeck F.* Vergleichende Morfologie der Urticaceen und Moraceen Infloreszenzen // Bot. Abhandl. 1932. Bd 19. S. 1—100. — *Čelakowský L. J.* Gedanken zu einer zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände // Bot. Jahrb. Syst. 1893. Bd 16. S. 33—51. — *Corner E. J. H.* The classification of *Moraceae* // Gard. Bull. Sing. 1962. Vol. 19. P. 187—252. — *Corner E. J. H.* The life of plants. London: Weidenfeld and Nicolson, 1964. 315 p. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1981. 1262 p. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. The New York Bot. Garden, 1988. 355 p. — *Eichler A. W.* Blütendiagramme. Leipzig, 1875. Bd 1. 347 S. — *Emberger L.* Sur les homologies fondamentales de organes reproducteurs des végétaux vascularies // Recueil des travaux de l'Inst. Bot. 1949. Fasc. 4. P. 23—30. — *Emberger L.* L'inflorescence vue sous l'angle dynamique et phylogénétique // Memoires Soc. Bot. France. 1964. N 43. P. 3—25. — *Goebel K.* Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Jena: Fischer Verlag, 1880. 400 S. — *Goebel K.* Blütenbildung und Sprossgestaltung (Anthocladien und Infloreszenzen). Jena: Fischer Verlag, 1931. 232 S. — *Golenkin M.* Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der Urticaceen und Moraceen // Flora. 1894. Bd 78. S. 97—132. — *Payer J. B.* Traite d'organogenie comparée de la fleurs. Paris, 1857. 748 p. — *Revières R.* Fleurs et inflorescences de quelques Urticacées // Naturalia Monspeliensia. 1956. Fasc. 8. P. 189—204. — *Revières R.* Les Inflorescences chez les Urticacées // Naturalia Monspeliensia. 1957. Fasc. 9. P. 163—175. — *Troll W.* Die Infloreszenzen Jena, Fischer Verlag, 1964. Bd 1. 615 S.; 1969. Bd 2. 630 S. — *Weddell H.-A.* Monographie de la familie des *Urticèes*. Paris, 1856—1857. 591 p. — *Weddell H. A.* Ordo *Urticaceae* in DC Prodromus regni vegetabilis. Pars XVI. 1873. P. 32—235.[64]

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

SUMMARY

Two types of the pistillate biflorate inflorescences in the genera *Rousselia* and *Hemistylis* are considered. These types correspond to the two types of the dissemination, anemochory and zoochory. The cause for the transition from bisexual to unisexual flowers in the family *Urticaceae* is discussed. The bisexuality in the genus *Parietaria* was found to be of the secondary origin. The evolution of the reproductive organs in many groups of the *Urticaceae* has led to quite considerable decrease in the number of floral parts and flowers (especially of staminate ones). It is possible that in the future the apomixis and vegetative reproduction in the *Urticaceae* will become of a greater importance than now.

УДК 581.46 : 582.635.5

© 1990

Н. И. Габараева

О МЕСТЕ СИНТЕЗА ПРЕДШЕСТВЕННИКОВ СПОРОПОЛЛЕНИНА В РАЗВИВАЮЩИХСЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРНАХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *MAGNOLIACEAE*

N. I. GABARAYEVA. ON THE SITE OF SPOROPOLLENIN PRECUSORS SYNTHESIS IN THE DEVELOPING POLLEN GRAINS OF MEMBERS OF THE *MAGNOLIACEAE* FAMILY

Исследовано развитие пыльцевых зерен четырех видов из четырех родов сем. *Magnoliaceae*. Три вида обладают необычными формами агрегированного (*Michelia fuscata*, *Liriodendron chinensis*), а также неагрегированного (*Manglietia tenuipes*) эндоплазматического ретикулума (ЭР). У *Magnolia delavayi* в ходе развития спородермы наблюдается более или менее обычный трубчатый агранулярный эндоплазматический ретикулум. Подход всех видов ЭР к плазмалемме и заполненность его цистерн осмиофильным веществом, которое выделяется за плазмалемму в примэкзиновый матрикс (особенно явно — в капельном виде — у *Manglietia tenuipes*), заставляет думать, что ЭР и его агрегаты синтезируют вещества в поверхность микроспор. Мы предполагаем, что синтезируемые вещества — предшественники спорополленина и что эти вещества — липопротеиды. Проведенные цитохимические исследования (ферментативные реакции) свидетельствуют в пользу этого предположения.

Примитивные покрытосеменные привлекают к себе внимание вследствие своего ключевого положения в филогенетической системе (Тахтаджян, 1986). Палинологические данные вносят весомый вклад как в изучение филогении растений, так и в разработку вопросов общей цитологии растений, поскольку объект исследования — пыльцевое зерно — в ходе своего развития до завершающих стадий является одноклеточным образованием. Строго говоря, объектом изучения палинологии является лишь оболочка пыльцевых зерен и спор — спородерма, но рассматривать формирование оболочки клетки в отрыве от ее цитоплазматического содержимого кажется нам абсурдным.

Онтогенетические электронно-микроскопические исследования спородермы архаичных покрытосеменных были начаты Н. Р. Мейер (1977) и продолжаются систематически нами (Габараева, 1986а, б; 1987а—в; 1988а, б); существуют также зарубежные исследования отдельных видов этой группы (Zavada, 1984; Waha, 1987). В ходе исследований мы постоянно стараемся проследить, какие именно органеллы и каким образом участвуют в построении того или иного слоя спородермы. В идеальном случае следовало бы всегда проводить цитохимические исследования для того, чтобы точно знать, какие именно вещества выделяются при построении оболочки. Но методы электронной цитохимии достаточно сложны, что делает их применение, к сожалению, несистематическим. В данной работе речь идет об удавшейся попытке идентифицировать класс, к которому относится интересующее нас синтезируемое микроспорой вещество, и найти место его синтеза.

Хорошо известно, что в наружной части спородермы — экзине — содержится вещество, делающее споры и пыльцу устойчивыми к воздействию внешних факторов — спорополленин (СП). Хотя исследования развития спородермы ведутся во всем мире достаточно давно и интенсивно, до сих пор не найдено четкого ответа на вопрос, где именно синтезируется это вещество. Более того, сам химический состав СП известен лишь приблизительно; в экспериментальной работе по синтезу СП *in vitro* показано, что этот полимер образуется в результате кополимеризации каротиноидов и каротиноидных эфиров (Brooks, Shaw, 1968). Никаких следов этого полимера *внутри* клетки найти не удалось, из чего был сделан вывод о том, что клетка выделяет лишь вещества — предшественники спорополленина (пСП), которые полимеризуются уже на поверхности развивающейся микроспоры, на ее примэкзиновом матриксе (Dickinson, 1976). Считается более или менее установленным, что у большинства растений в течение тетрадного периода пСП синтезируются самой микроспорой, а в посттетрадном — в основном тапетумом. Относительно места синтеза пСП и их химического состава существует полная неясность и разноречивость во мнениях. Роль синтезирующих пСП структур приписывается самым различным органеллам клетки или же цитоплазматическим рибосомам, однако к настоящему времени многие авторы отдают приоритет в этом процессе цистернам эндоплазматического ретикулума (ЭР). Относительно химического состава пСП высказываются самые разнообразные мнения: липиды, белки, углеводы, все варианты веществ смешанного происхождения, терпеноиды, каротиноиды. Причиной столь разного толкования получаемых данных является тот факт, что пСП являются веществами-невидимками в том смысле, что в цитоплазме клетки они выглядят совершенно иначе, чем в выделенном за плазмалемму состоянии. Следствием неясности их химического состава является то, что до сих пор не найдено специфического метчика для пСП, а следствием отсутствия метчика в свою очередь является невозможность точно установить место синтеза пСП.

Материал и методы исследования

Из исследованных нами ранее на ультраструктурном уровне развивающихся микроспор трех видов из сем. *Magnoliaceae* с агрегированными и неагрегированными формами ЭР и только что исследованного вида *Liriodendron chinensis* с необычными формами агрегированного ЭР для идентификации класса веществ внутри цистерн ЭР мы выбрали последний вид (т. е. *Liriodendron chinensis*). При этом были использованы ферментативные цитохимические реакции на белок, выявляемые с помощью электронного микроскопа (Dashek et al., 1971). Обработка ферментом — проназой Е (Serva: Streptomyces grisens ca. 8 DMC-U/mg lyophil. research grade) проводилась двумя различными способами: 1) обработка велась во время фиксации, после действия 3%-ного глутарового альдегида, но до постфиксации четырехокисью осмия; 2) вся фиксация велась обычным способом, а ферментом обрабатывали ультратонкие срезы на сетках перед контрастированием (Calbiochem 53702, Lot 802684). В обоих вариантах проводились, естественно, контрольные обработки в соответствии с использованными методиками. Контрастирование срезов проводилось уранил-ацетатом и цитратом свинца. Срезы изучались в электронном микроскопе Tesla BS-500.

Результаты исследования и их обсуждение

Исследованные нами виды из четырех родов сем. *Magnoliaceae* среди прочих особенностей ультраструктуры обладают столь ярко выраженными необычными формами ЭР, как агрегированного, так и неагрегированного, что это не могло не привлечь нашего внимания. Так, у *Michelia fuscata* начиная с раннего тетрадного периода в периферическом и более глубоких слоях цитоплазмы наблюдаются агрегаты так называемого кольчужного ЭР. Его массивы состоят из синусоидально извитых агранулярных цистерн, которые непосредственно сочленяются с обычными гранулярными цистернами, тянущимися к плазмалемме (рис. 1). Внутри цистерн находится осмиофильное вещество средней плотности. У *Manglietia tenuipes* в ходе развития пыльцевых зерен тоже обнаруживаются кольчужные агрегаты ЭР (рис. 2, *1*, *2*). В поисках сведений об агрегатах ЭР сходного типа у других видов мы обнаружили, что эта структура не является столь уникальной, как казалось сначала. Такие же агрегаты наблюдали у *Tradescantia bracteata* во время построения интины (Mepham, Lane, 1970). При анализе описаний тетрадного периода микроспор, имеющихся в литературе, выяснилось, что ряд авторов (Dickinson, 1976; Dickinson, Potter, 1976; Audran, 1981), внимательно наблюдавших за изменениями в цитоплазме, заметили «странные» агрегаты ЭР варьирующей конфигурации, весьма сходные с наблюдаемыми нами, ограничившись, впрочем, их упоминанием. Кроме кольчужного ЭР у *Manglietia tenuipes* в середине тетрадного периода мы наблюдали необычные трубки гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) с везикулярными терминальными расширениями (рис. 3, *1*); одновременно наблюдаются липоидные глобулы в ассоциации с такими трубками (рис. 3, *2*), изолированные липоидные глобулы в цитоплазме и у плазмалеммы (рис. 3, *3*) и глобулы осмиофильного тонко структурированного вещества уже за плазмалеммой, в ее инвагинациях (рис. 3, *4*). Мы уже представляли гипотетическую схему синтеза этих липоидных глобул в трубках ГЭР и их выделения за плазмалемму с изменением структуры (Габараева, 1987а). Очень сходные с наблюдаемыми нами у *M. tenuipes* темные глобулы за плазмалеммой наблюдались у *Cosmos bipinnatus* (Dickinson, Potter, 1976), но их связи ни с одной органеллой не было обнаружено.

У *Magnolia delavayi* в ходе развития спородермы нами не было замечено никаких необычных форм ЭР; в тетрадном периоде доминировал трубчатый агранулярный ретикулум (АЭР), а в посттетрадном — цистернальный гранулярный (ГЭР).

Совсем другая картина наблюдалась у *Liriodendron chinensis*, где выявляются экстраординарные агрегаты, являющиеся в сущности комплексами АЭР и ГЭР и пронизывающие всю цитоплазму развивающихся микроспор в течение большей части времени их развития. Эти агрегаты составлены из пачек длинных трубчатых цистерн, лежащих параллельно друг другу (табл. I). Число цистерн в агрегатах обычно нечетно (от 3 до 13). Центральная цистерна всегда содержит темное осмиофильное вещество (табл. II, *1*); в многоцистерновых агрегатах темные цистерны обычно чередуются с электронно-прозрачными (табл. II, *2*). Агрегаты ЭР образуют волнообразные изгибы в цитоплазме, ветвятся или замыкаются в кольца. Отчетливо прослеживается ассоциация концов осмиофильных цистерн агрегатов с липоидными глобулами, постоянно лежащими рядом в цитоплазме (табл. II, *3*). Наружные цистерны агрегатов несут рибосомы (табл. II, *2*, *3*), а концы периферически расположенных агрегатов подходят к плазмалемме (табл. II, *1*).

Несколько похожие структуры (спаренные цистерны ЭР с осмиофильным веществом между ними и рибосомами на наружных поверхностях) Fleurat-Lessard (1986) наблюдал в паренхимных клетках *Mimosa pudica*. Он считает, что они участвуют в протеиновом синтезе, возможно, — синтезе контрактильных белков. Агрегированные цистерны ЭР найдены в раковых клетках (по Fleurat-Lessard: Schaff et al., 1972). Подобные структуры описаны также в инцистирующихся зооспорах гриба *Pythium aphanidermatum* (Grove, Bracker, 1978), их функция авторами не обсуждается. Следует обратить внимание на встречаемость этого типа агрегированного ЭР у таких различных организмов, как высшие растения, грибы и раковые клетки животных. Возможно, такие агрегаты ЭР являются цитологически общезначимыми: появляются тогда и там, где необходим интенсивный синтез каких-либо сложных протеидов, а для прохождения синтеза требуется пространственная разобщенность исходных компонентов (протеинов и простетических групп).

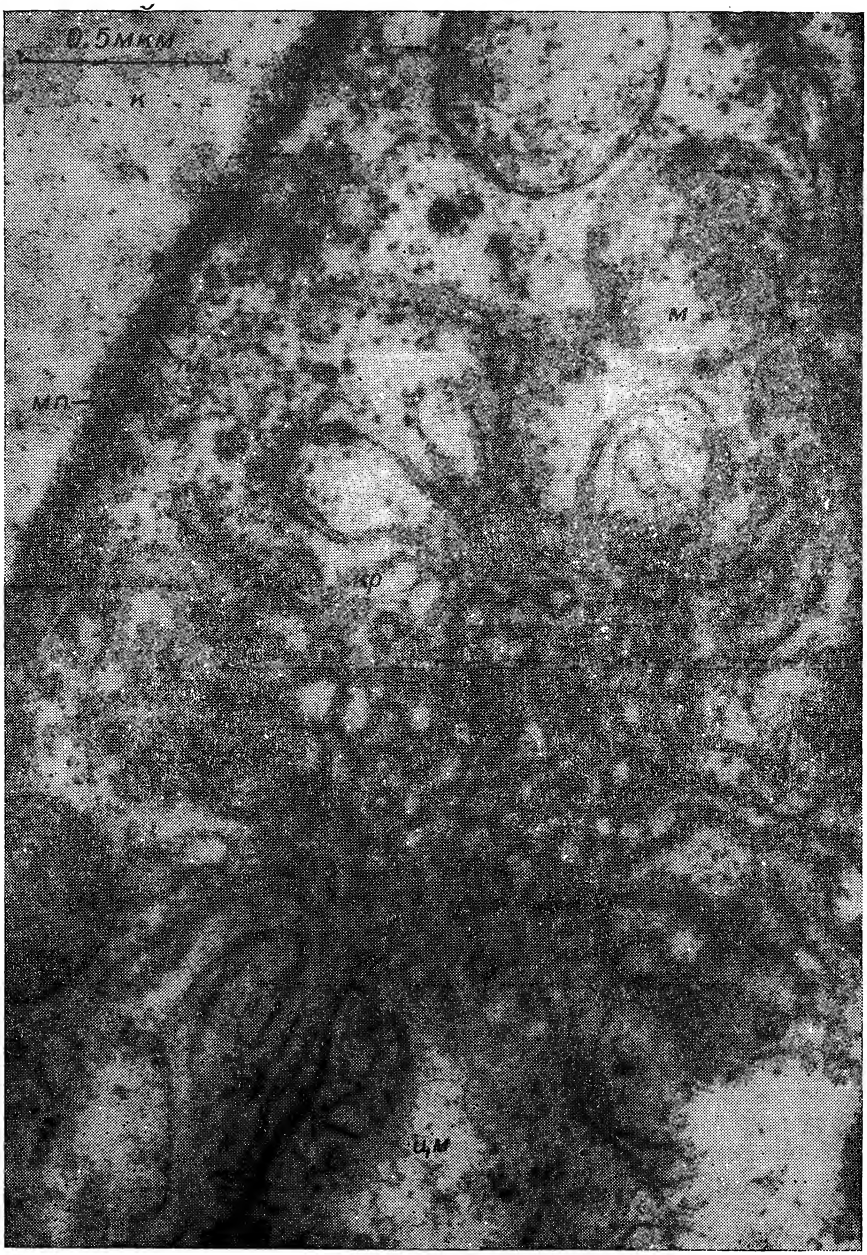


Рис. 1. Агрегат кольчужного эндоплазматического ретикулума (*кр*) под плазмалеммой микроспоры в начале тетрадного периода у *Michelia fuscata*.

к — каллоза, *мп* — матрикс примэкзины, *пл* — плазмалемма, *м* — **митохондрия,** *цм* — цитоплазма микроспоры.

Итак, мы наблюдали удивительное разнообразие форм агрегированного и неагрегированного ЭР у 4 исследованных видов, относящихся к разным родам одного и того же семейства: 4 вида — 4 различные формы ЭР. Причина такого разнообразия у столь родственных видов не может не заинтересовать каждого, кто интересуется механизмами эволюции. Мы не собираемся здесь обсуждать этот вопрос, так как он лежит в пределах компетенции эволюционистов. Под-

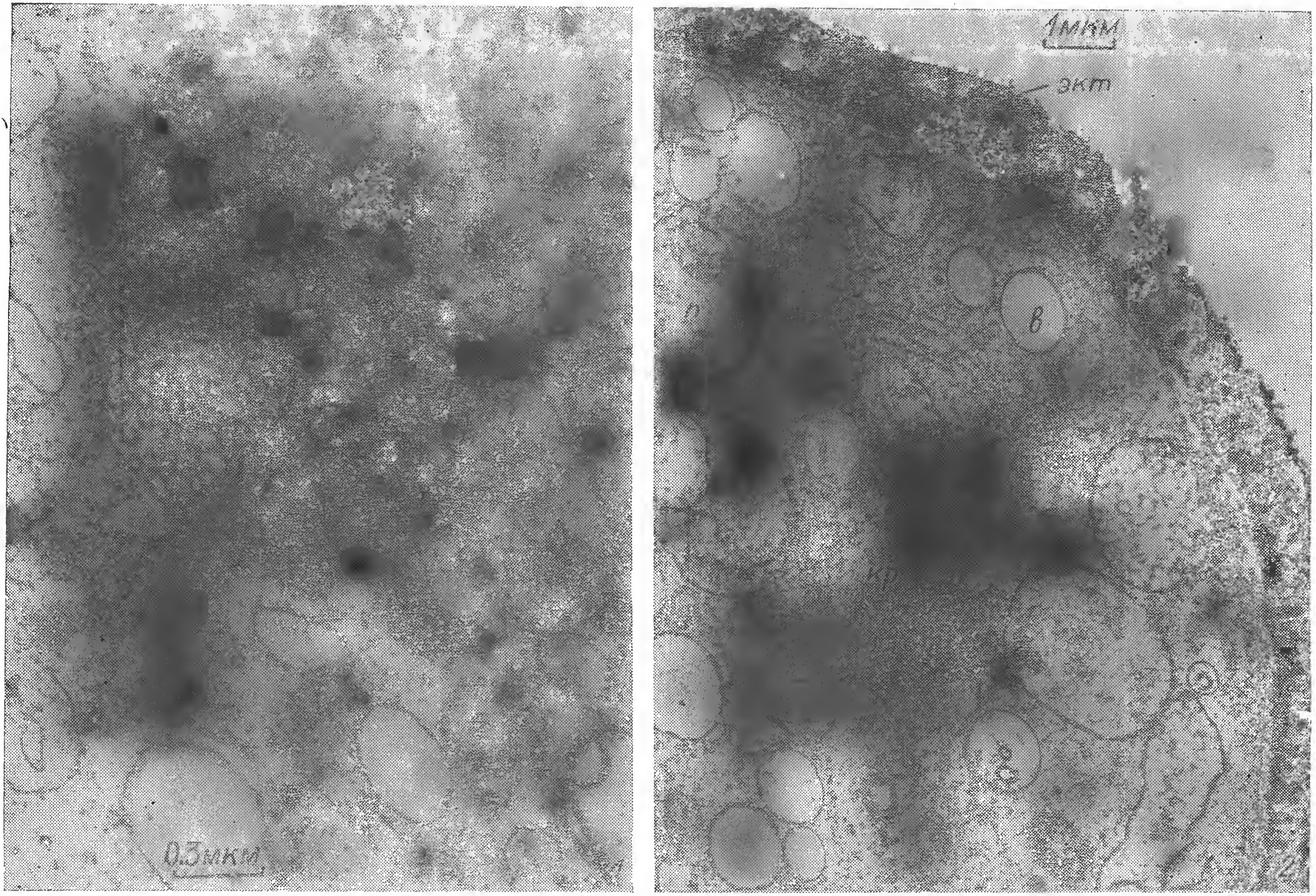


Рис. 2. Агрегаты кольчужного эндоплазматического ретикулума (*кр*) в цитоплазме микроспор *Manglietia tenuipes* на ранней тетрадной (*1*) и ранней посттетрадной (*2*) стадиях.

экт — эктэкзина, *в* — вакуоль, *п* — пластида.

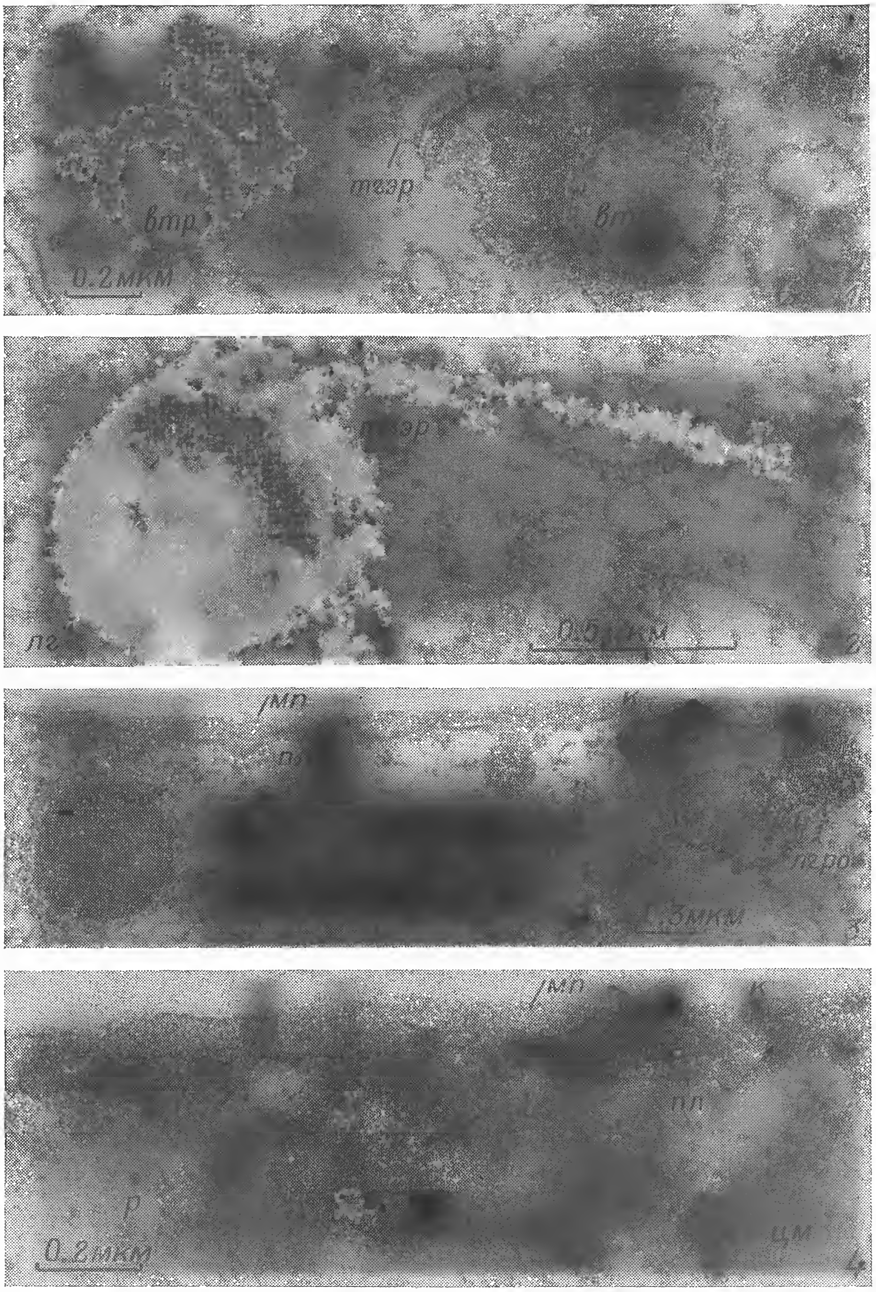


Рис. 3. Вероятный механизм синтеза осмиофильного вещества в необычных трубках гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) и его секреции за плазмалемму в середине тетрадного периода у *Manglietia tenuipes*.

1 — необычные трубки ГЭР (*тгэр*) с везикулярными терминальными расширениями (*втр*) в цитоплазме микроспоры; *2* — на месте везикулярного терминального расширения трубки ГЭР видна липоидная глобула (*лг*); *3* — липоидные глобулы с ретикулярными обертками (*лгро*) в цитоплазме микроспоры, различно приблизившиеся к плазмалемме; *4* — глобула осмиофильного вещества (*гов*) в инвагинации плазмалеммы; *р* — рибосомы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

черкнем лишь, что наиболее широкий каскад варьирования по тем или иным признакам обычно наблюдается у исходно примитивных, архаичных групп, хотя бы и приобретших с течением времени признаки значительной специализации.

Учитывая присутствие этих разнообразных форм ЭР и его агрегатов в цитоплазме микроспор в течение наиболее важных этапов построения спородермы и наличие контактов этих структур с плазмалеммой, естественно предположить, что ЭР и его агрегаты синтезируют какие-то вещества в поверхность микроспор. Наблюдаемые нами агрегаты представляют собой комплекс АЭР и ГЭР. Относительно АЭР было показано, что он участвует в синтезе и транспорте липидов, терпенов, стероидов (Васильев, 1977). ГЭР, как правило, синтезирует белок. Мы полагаем, что синтез веществ в агрегатах связан с основным процессом этого периода развития — построением СП-содержащей оболочки (экзины), что синтезируются предшественники СП и что этими предшественниками являются липопротеиды.

Наиболее удобно было проверить это предположение на примере многоцистерновых агрегатов ЭР *Liriodendron chinensis*. Результаты показали, что при обработке проназой срезов на сетках происходило частичное или полное растворение содержимого осмиофильных цистерн агрегатов, электронная плотность содержимого всех цистерн становилась одинаковой (светло-серой), а промежутки между цистернами слегка увеличивались (табл. III, *2*) по сравнению с контролем (табл. III, *1*). Обработка проназой фрагментов тычинок во время фиксации дала яркую и своеобразную реакцию. Центральная цистерна каждого агрегата (бывшая осмиофильная) оказывалась сильно раздутой, фрагментированной на овальные членики и совершенно электронно-прозрачной; при этом в окружающей цитоплазме наблюдались отсутствующие на контрольных срезах (табл. IV, *1*) и на срезах того же материала, претерпевшего обычную фиксацию (табл. II), многочисленные темные капельки правильной круглой формы (табл. IV, *2*). Наружные цистерны агрегатов оказывались лишенными рибосом и тоже электронно-прозрачными. Анализ наблюдающихся изменений приводит нас к выводу о правильности нашего предположения относительно липопротеидной природы секрета агрегатов: если при ферментативной обработке проназой фиксированного лишь глутаровым альдегидом материала белковая часть секрета в ЭР разрушается, то липидная часть оказывается освобожденной и, выйдя из раздутых цистерн в цитоплазму, распределяется в ней в виде мелких сферических капель (образование эмульсии вследствие смешения двух разнородных жидких фаз). Именно эти капли, по всей видимости, потом при действии четырехокиси осмия приобретают темный цвет, а их положение (вблизи агрегатов ЭР) фиксируется. При действии же фермента на уже вполне отфиксированный и обезвоженный материал в срезах на сетках, видимо, не происходит такой лабилизации продуктов действия фермента, и хотя протеинная часть секрета разрушается, липидная, вероятно, остается на месте, придавая содержимому цистерн легкий сероватый оттенок.

Итак, с помощью метода электронной цитохимии мы смогли проверить собственное предположение о химической природе синтезируемых в агрегатах ЭР веществ — липопротеидов, которые, мы полагаем, являются предшественниками спорополленина. Учитывая, что ни место синтеза, ни химический состав предшественников спорополленина пока точно не известны, данное исследование вносит вклад в понимание этого процесса.

Автор приносит благодарность сотрудникам БИН АН СССР Е. М. Бармичевой и Л. Е. Муравник за ценные советы при интерпретации полученных данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Габараева Н. И.* Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986а. Т. 71, № 3. С. 311—322. — *Габараева Н. И.* Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986б. Т. 71, № 4. С. 416—428. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 3. С. 281—290. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) в связи с вопросом о наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных // Бот. журн. 1987б. Т. 72, № 10. С. 1310—1317. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*): построение интины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987в. Т. 72. № 11. С. 1470—1477. — *Габараева Н. И.* Исследования онтогенеза для выяснения структуры и филогенеза зрелой спородермы на примере некоторых видов *Magnoliaceae* и *Annonaceae* // Палинология в СССР. Новосибирск: Наука, 1988а. С. 48—52. — *Габараева Н. И.* Необычные агрегаты эндоплазматического ретикулума в развивающихся микроспорах примитивных покрытосеменных // Тез. докл. XIII Всесоюз. конф. по электрон. микроскопии. М., 1988б. С. 240 — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. 1977. Л., 360 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1986. 439 с. — *Audran J.* Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana* (*Cycadaceae*): sporal origin of the exinic sporopollenin in cycads // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 33, N 3—4. P. 315—346. — *Brooks J.*, *Shaw G.* Chemical structure of the exine of pollen walls and a new function for carotenoids in nature // Nature. 1968. Vol. 219, N 5153. P. 532—533. — *Dashek W. V.*, *Thomas H. R.*, *Rosen W. G.* Secretory cells of Lily pistils. II. Electron microscope cytochemistry of canal cells // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58, N 10. P. 909—920. — *Dickinson H. G.* Common factors in exine deposition // The evolutionary significance of the exine. London: Acad. Press, 1976. P. 67—87. — *Dickinson H. G.*, *Potter U.* The development of patterning in the alveolar sexine of *Cosmos bipinnatus* // New Phytol. 1976. Vol. 76, N 3. P. 543—550. — *Fleurat-Lessard G.* Specialized formation of endoplasmic reticulum in parenchyma cells of *Mimosa pudica* L. // Protoplasma. 1986. Vol. 130, N 1. P. 1—4. — *Grove S. N.*, *Bracker C. E.* Protoplasmic changes during zoospore encystment and cyst germination in *Pythium aphanidermatum* // Experim. mycology. 1978. Vol. 2, N 1. P. 51—98. — *Mepham R. H.*, *Lane G. R.* Observation on the fine structure of developing microspores of *Tradescantia bracteata* // Protoplasma. 1970. Vol. 70. N 1. P. 1—20. — *Waha M.* Sporoderm development of pollen tetrads in *Asimina triloba* (*Annonaceae*) // Pollen et Spores. 1987. Vol. 29, N 1. P. 31—44. — *Zavada M.* Pollen wall development of *Austrobaileya maculata* // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145. N 1. P. 11—21.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1989.

SUMMARY

The unusual aggregated and nonaggregated ER occurs four investigated species from Magnoliaceae family during the development of pollen grains. The ER cisternae contain an osmiophillous substance and are in contact with the plasma membrane in the course-of pollen wall development; just the same substance is discovered beyond the plasma membrane, in primexine matrix. We consider the synthesized substances are the sporopollenin precursors and suppose that these substances belong to the class of lipoproteids.To verify this supposition some cytochemical enzyme reactions with the use of pronase E (the method of Dashek et al.,1971) were carried out on example of Liriodendron chinensis.The received data confirm the supposition.

УДК 582.628.2

© 1990

И. А. Ильинская

К СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА *JUGLANDACEAE*

I. A. ILJINSKAJA. ON THE TAXONOMY AND PHYLOGENY OF THE *JUGLANDACEAE* FAMILY

Рассматривается систематика сем. *Juglandaceae*, устанавливается наличие в нем 3 обособленных ветвей развития и описывается новое подсем. *Engelhardioideae*. Анализируется положение в нем вида *Engelhardia roxburghiana*, доказывается его принадлежность к роду *Alfaroa* и соответственно дается новая комбинация *A. roxburghiana*. Анализируется положение рода *Cyclocarya* в подсем. *Juglandoideae* и приводятся новые данные, подтверждающие самостоятельность этого рода.

Сем. *Juglandaceae* отличается большим своеобразием морфологии и анатомии, особенно цветков и плодов, и до сих пор его положение в системе цветковых растений является предметом дискуссий. Сравнительно небольшое по объему — 8 родов и около 67 видов, — оно заключает значительные трудности для систематика. Именно этим объясняется наличие 6 различных систем: A. Oersted (1870), C. Koidzumi (1937), J. Leroy (1955), H. Melchior (1964), W. Manning (1978), S. Manchester (1987). Систематика и морфология семейства и отдельных его родов изучались многими исследователями. В дополнение к работам, перечисленным выше, наиболее существенными представляются работы K. Nagel (1914), H. Hjelmquist (1948), И. А. Ильинской (1953), Л. А. Куприяновой (1965) и 8 работ Manning, опубликованных с 1938 по 1975 г. Наибольший вклад в разработку систематики и постижение деталей строения генеративных органов *Juglandaceae* внес Manning. В его последней работе (1978) сведены все данные по морфологии семейства, сопоставлены все системы семейства и новая система семейства с детальностью до разновидности, а также библиография, включающая 53 источника, в том числе и все его работы. В 1987 г. вышла книга Manchester, в которой изложены результаты анализа современных представителей *Juglandaceae* и, кроме того, детальное обобщение данных по ископаемым *Juglandaceae*, описанным на основании находок ископаемых остатков плодов, соцветий, пыльцы, древесины и отчасти листьев. В этой работе Manchester дал новую систему *Juglandaceae* на родовом уровне, включающую не только современные, но и ископаемые роды. Кроме того, его работа содержит обширную библиографию — свыше 250 источников, в которой, однако, приведены не все работы, опубликованные на русском языке. Как Manning, так и Manchester делят сем. *Juglandaceae* на 2 подсемейства: *Platycaryoideae* Mann. и *Juglandoideae*. Автор первого подсемейства относит к нему только род *Platycarya* Siebold et Zucc., тогда как Manchester отнес к этому подсемейству еще и трибу *Engelhardieae* с родами *Engelhardia* Lesch. ex Blume, *Oreomunnea* Oerst. и *Alfaroa* Standl., однако не дал диагноза подсемейства в новом объеме.

Объединение в одно подсемейство триб *Platycaryeae* и *Engelhardieae* не представляется достаточно естественным. Род *Platycarya* занимает обособленное положение в семействе по многим параметрам. Только этот род из всего семейства обладает трахеидами и спиральными утолщениями стенок сосудов. В отличие от всех остальных родов прицветник у *Platycarya* при созревании плода остается на укороченной оси соцветия, тогда как у остальных родов прицветник разрастается и образует крыло или часть крыла при плоде (*Engelhardia*, *Oreomunnea*, *Cyclocarya*), или входит в состав мясистого, а затем высыхающего экзокарпа (*Juglans*, *Carya*), или же после оплодотворения не получает дальнейшего развития и остается в виде маленькой чешуйки, прикрепленной к основанию плода и опадающей вместе с плодом (*Pterocarya*, *Alfaroa*). Существенно отличается *Platycarya* от остальных родов и очень мелкими плодами, снабженными двумя тонкими крылышками без жилок, получающимися за счет разрастания одной пары листочков околоцветника, слившейся с прицветничками (Manning, 1978); и типом женского соцветия, превращающегося при плодах в шишку, тогда как у остальных родов соцветие сережка, иногда редуцированная до нескольких цветков. Наконец, отличается *Platycarya* и по строению пыльцевых зерен, у которых имеются на полюсах псевдокольпы (Whitehead, 1965; Stone, Broome, 1975). Резко отличается *Platycarya* от *Engelhardieae* и по особенностям листьев. Боковые листочки у *Platycarya* сидячие, что характерно для трибы *Juglandeae*, с этой трибой *Platycarya* сходна также по форме листочков и зубчиков, однако в отличие от *Juglandeae* и *Engelhardieae* у нее встречаются листья с двойной зубчатостью; кроме того, она отличается еще автономностью жилок второго порядка и их ответвлений — у нее отсутствуют краевые анастомозы, соединяющие соседние вторичные жилки или ответвления соседних вторичных жилок, наблюдается отличие и в третичном жилковании — у *Platycarya* только часть третичных жилок проходит весь интервал от одной вторичной жилки до другой, тогда как остальные теряются в полосе крупных ячеек, проходящей в центре интервала параллельно вторичным жилкам. В целом хиатус между *Platycarya* и остальными *Juglandaceae* и трибой *Engelhardieae* так велик, что T. Nakai предложил выделить этот род в особое сем. *Platycaryaceae* Nakai nom. nud., однако описал его в ранге трибы *Platycaryeae* Nakai (1933). Своеобразие строения пыльцевых зерен *Platycarya* настолько велико, что Куприянова (1965) приняла самостоятельность сем. *Platycaryaceae*.

Однако если является неоправданным присоединение трибы *Engelhardieae* к подсем. *Platycaryoideae*, то еще менее обоснованным представляется ее объединение в одно подсемейство с трибами *Juglandeae* и *Hicorieae* (Manning, 1978). В этом отношении более удачна схема семейства, предложенная Manchester (1987), в которой в подсем. *Juglandoideae* оставлены только трибы *Hicorieae* и *Juglandeae*. Триба *Engelhardieae* отличается от двух последних триб по строению древесины, соцветия, прицветника и пыльцевых зерен. При этом если по строению пыльцевых зерен у некоторых представителей *Engelhardieae* наблюдается заметное сходство с подсем. *Platycaryoideae*, то с трибами *Hicorieae* и *Juglandeae* подобного сходства не имеется.

Триба *Engelhardieae* не может быть присоединена ни к одному из 2 ранее описанных подсемейств, она представляет собой совершенно обособленную ветвь сем. *Juglandaceae* и выделяется мной в особое подсемейство.

Engelhardioideae Iljinskaja subfam. nov. — Tribus (?) Engelhardtieae Oersted, 1870, Vidensk, Meddel. Dansk. Naturhist. Foren: 172. — Tribus *Alfaroeae* Koidzumi, 1937, Acta Phytotax. Geobot. 6 : 10. — Tribus *Engelhardieae* Mann. 1978, Ann. Missouri Bot. Gard. 65, N 3 : 1076. — Subfam. *Oreomunnoideae* Leroy, 1955, Mem. Mus. Natl. Hist. nat., Sér. B, Bot. 6 : 161, p. p., diagnosis latinus at designat. typi omissa.

Flores foeminei bractea triloba, grana pollinis minutae, aequatorialiter triporatis vel rare tetraporatis, vasa scalariformiter et simpliciter perforata.

Typus: *Engelhardia* Lesch. ex Blume.

Деревья двудомные или однодомные, вечнозеленые или листопадные, сосуды с лестничными и простыми перфорациями; соцветия: андрогинная метелка,

Сопоставление признаков родов *Engelhardia*, *Alfaroa*, *Oreomunnea*

Признаки	*Engelhardia*		*Alfaroa*	*Oreomunnea*
	секция *Engelhardia*	секция *Psilocarpeae*		
Листорасположение	Очередное	Очередное	Супротивное, мутовчатое, реже очередное	Супротивное
Листья	Опадающие	Вечнозеленые	Вечнозеленые	Вечнозеленые
Крупные ромбические кристаллы	Есть	Есть	Нет	Нет
Соцветия	Боковые	Терминальные	Терминальные и боковые	Терминальные и боковые
Андрогинные метелки	Не встречаются	Встречаются	Встречаются	Встречаются
Цветоложе у тычиночных цветков	Продолговатое	Округлое	Округлое или продолговатое	Округлое или продолговатое
Пыльники	Опушенные	Голые	Голые	Голые
Диаметр пыльцевых зерен, мкм	19 (15—25)	15 (12—17)	24 (19—29)	21 (19—23)
Нексина	Тонкая	Толстая	Толстая	Толстая
Поровые отверстия	Округлые	Почти щелевидные	Почти щелевидные	Эллиптические
У пестичных цветков прицветник	Сросшийся с нижней половиной завязи или выше ее середины	Только прикрепленный к завязи	Только прикрепленный к завязи	Сросшийся с нижней половиной завязи
Прицветнички	Есть	Нет или рудиментарные	Нет или рудиментарные	Есть
Столбик	Длинный	Отсутствует	Короткий, разделяющийся на 2 ветви	Короткий, разделяющийся на 2 ветви
Рыльце	Комиссуральное перистое	Каринальное головчатое	Каринальное головчатое	Каринальное головчатое
Прицветник и прицветнички при плоде	Разрастаются в 3-лопастное заднее и небольшое переднее крылья, срастающиеся с плодом до его половины или верхушки	Прицветник разрастается в 3-лопастное заднее крыло или остается в виде чешуйки, прикрепленной к основанию плода	Прицветник остается в виде чешуйки, прикрепленной к основанию плода	Разрастаются в 3-лопастное заднее и небольшое переднее крылья, срастающиеся с плодом на 2/3
Плоды, диаметр (см)	0.5—0.6	До 0.5	0.7—3.0	0.47—1.00
Опушение плодов	Опушенные	Голые	Голые	Голые
Число гнезд	2—4-гнездные	4-гнездные	8-гнездные	8-гнездные
Семядоли	Свернутые в клубок	Свернутые в клубок	Отдельные	Отдельные
Прорастание	Надземное	Надземное	Подземное	Подземное

тычиночная или пестичная метелка и сережки, все сережки повислые; цветки с 3-лопастным прицветником и двумя прицветничками, последние у пестичных цветков могут отсутствовать. При плодах прицветник разрастается в крупное 3-лопастное заднее крыло или остается в виде мелкой чешуйки при основании плода, а прицветнички, если они есть, образуют небольшое переднее крыло; пыльцевые зерна мелкие, экваториально 3-, реже 4-поровые.

К подсемейству относятся 3 современных рода: *Engelhardia*, *Oreomunnea* и *Alfaroa*, обнаруживающие большую близость друг к другу. Пристальное изучение всех материалов по подсем. *Engelhardioideae* выявило необходимость уточнения систематического положения в нем вида *Engelhardia roxburghiana* Wall. Обособленность этого вида в роде *Engelhardia* отметил еще Nagel (1914) и выделил его в особую секцию *Psilocarpeae* Nagel, присоединив сюда еще и *E. oreomunnea* DC., признаваемый в настоящее время типом рода *Oreomunnea*. Объем секции затем был откорректирован Leroy (1955), исключившим из нее последний вид. Однако не случайно Nagel объединил в одну секцию эти виды — они обнаруживают большую общность, отличающую их от секции *Engelhardia*, но еще большую общность обнаруживает *E. roxburghiana* с родом *Alfaroa*, открытым только в 1927 г., т. е. после работы Nagel. Это сходство хорошо видно в таблице. *E. roxburghiana* отличается от видов секции *Engelhardia* вечнозеленостью, строением соцветий, тычиночных и пестичных цветков, плода и пыльцевых зерен, совпадая по многим признакам с родом *Alfaroa*. Особенно важным представляется совпадение планов строения плодов *E. roxburghiana* и *Alfaroa*: прицветник только прикреплен к плоду, но не срастается с ним (у секции *Engelhardia* и рода *Oreomunnea* прицветник в большей или меньшей мере срастается с плодом), прицветнички отсутствуют или редуцированы до узкой каемки, на верхушке плода сохраняются короткие листочки околоцветника. Отличаются плоды *E. roxburghiana* от плодов *Alfaroa* тем, что у них прицветник обычно разрастается в крупное (до 4 см дл.) трехлопастное крыло, тогда как у *Alfaroa* он остается небольшой чешуйкой при основании плода. Однако у *E. roxburghiana* встречается форма *brevialata* Mann., у которой прицветник, как и у *Alfaroa*, при плоде не разрастается (см. таблицу на вклейке, *4—6*). Эта форма, как указывает Manning (1966), встречается в Китае кроме провинции Гуанси, откуда происходит ее голотип, еще в Сычуани, Юньнани, на о-ве Хайнань, а также во Вьетнаме, Лаосе и на п-ове Малакка. В этой же работе Manning отмечает, что эта форма показывает, как могли возникнуть бескрылые плоды *Alfaroa*. Итак, наличие крупного крыла у *Engelhardia roxburghiana* нельзя ставить как родовое отличие от *Alfaroa*. Остается еще разница в размере самого ореха — мелкого у *Engelhardia roxburghiana* и относительно крупного у *Alfaroa*, однако орех *A. mexicana* Stone только в 2 раза крупнее ореха *Engelhardia roxburghiana* (Dilcher et al., 1976, fig. 16, 18), поэтому вряд ли эту разницу в размере можно отнести к категории родовых различий. Более существенным представляется разное число гнезд в плоде. Кроме того, *E. roxburghiana* отличается от *Alfaroa* наличием в листочках крупных ромбических кристаллов, свернутыми в клубок семядолями и надземным прорастанием — признаками, общими с секцией *Engelhardia*. В то же время по жилкованию крыла *E. roxburghiana* заметно отличается от видов этой секции, характеризуясь высоко поднимающимися базальными жилками как в центральном, так и в боковых крыльях (см. таблицу на вклейке, *1—3*). В целом *E. roxburghiana* совмещает признаки секции *Engelhardia* с признаками *Alfaroa* и отчасти *Oreomunnea* при преобладании признаков, общих с *Alfaroa*: вечнозеленость, наличие андрогинной метелки, округлое цветоложе тычиночных цветков, голые пыльники, щелевидные поровые отверстия пыльцевых зерен, толстая некзина, прицветник только прикрепленный к завязи и плоду, отсутствующие или рудиментарные прицветнички у пестичного цветка, округлое каринальное рыльце. То, что план строения плода (руководящий родовой признак в сем. *Juglandaceae*) совпадает у *Engelhardia rox-*

burghiana с *Alfaroa* наряду с совпадением многих других признаков, свидетельствует о принадлежности этого вида к роду *Alfaroa*, а не к роду *Engelhardia* (к которому он был отнесен автором вида в то время, когда из подсем. *Engelhardioideae* был известен только род *Engelhardia*). Учитывая все вышесказанное, этот вид должен называться **Alfaroa roxburghiana (Wall.) Iljinskaja comb. nov.** (=*Engelhardia roxburghiana* Wall, 1831, Plantae asiaticae rariores, II : 85, tab. 199). Здесь необходимо отметить, что в протологе вида допущены некоторые неточности, подробно разобранные Manning (1966) — изображенный плод не относится к этому виду, а в диагнозе неверно утверждается, что плод густо опушенный.

A. roxburghiana отличается от остальных видов рода *Alfaroa* по ряду признаков и выделяется в монотипную секцию *Psilocarpeae* Nagel с диагнозом: листья очередные, листочки с крупными ромбическими кристаллами, плоды на ножках до 0.7 см дл., обычно с крупным (3—4 см дл.) 3-лопастным крылом, реже прицветник меньше ореха, орех мелкий, около 0.45—0.5 см в диам., 4-гнездный в основании; прорастание надземное, пыльцевые зерна мелкие, 15 (12—17) мкм в диам.

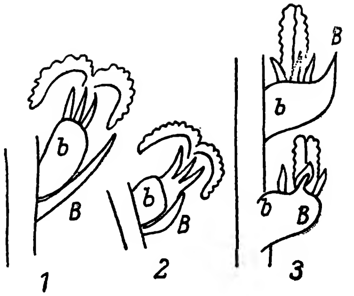
Соответственно для секции *Alfaroa* предлагается следующий диагноз: листья супротивные или в мутовках, редко очередные, листочки не содержат кристаллов, плоды сидячие с чешуевидным прицветником при основании, крупные, до 3 см в диам., прорастание подземное, пыльцевые зерна средней величины, 24 (19—29) мкм в диам.

В заключение обсуждения подсем. *Engelhardioideae* остается отметить, что перевод *E. parvifolia* DC. в разновидность *E. serrata*, осуществленный Manning (1966), представляется недостаточно обоснованным. Самостоятельность этого вида проявляется и в его географическом распространении, не совпадающем с *E. serrata*, как это можно видеть в табл. 1 в работе Manning (1966). Кроме того, возможно, что *E. wallichiana* Lindl. ex DC., считающаяся синонимом *Alfaroa roxburghiana*, представляет собой самостоятельный вид, характеризующийся двудомностью; для решения этого вопроса необходимы специальные полевые наблюдения.

Переходя к подсем. *Juglandoideae*, я остановлюсь сначала на роде *Cyclocarya*. Он был установлен мной в 1949 г. и опубликован в 1953 г. Род *Cyclocarya* монотипный. Его единственный вид *C. paliurus* (Batal.) Iljinskaja отличается от рода *Pterocarya*, в котором он ранее находился, многими признаками, но решающим отличием является только ему присущее строение плода: плод *Cyclocarya* имеет дисковидное крыло, ориентированное перпендикулярно к главной перегородке плода, крыло формируется за счет разрастания слившихся прицветника и 2 прицветничков, тогда как у *Pterocarya* прицветник и прицветнички находятся в разных кругах, прицветник при плоде представляет собой маленькую опушенную чешуйку, прикрепленную к основанию плода, а прицветнички разрастаются в 2 крыла, ориентированных под острым углом к главной перегородке плода. Эта разница хорошо видна на изображениях пестичных цветков в работе Manning (1975) (рис. 1). У *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth и *P. stenoptera* DC. цветок находится в пазухе узкого прицветника, завязь полностью или ее нижняя половина прикрыта прицветничками. У *Cyclocarya* же завязь покоится в чаше, имеющей на дистальной стороне небольшой зубец, край чаши плавно снижается к адаксиальному концу, где переходит в выемку. Здесь четко выступают 2 отличия от цветка *Pterocarya* — у *Cyclocarya* прицветник и прицветнички лежат в одном круге и слиты в одну неделимую чашу, тогда как у *Pterocarya* прицветник и прицветнички расположены в 2 кругах и все обособлены друг от друга. На сегодняшний день нет материалов, которые позволили бы определить границы секторов в крыле *Cyclocarya*, развившихся из прицветника и прицветничков, ясно только, что сектор, развивающийся из прицветника, лежит в дистальной части крыла, где в цветке был развит зубец. В 1988 г. мне

Рис. 1. Пестичные цветки *Pterocarya stenoptera* (*1*), *P. pterocarpa* (*2*) и *Cyclocarya paliurus* (*3*) (Manning, 1975).

В — прицветник, *в* — прицветничек.



удалось собрать в Адлере в парке совхоза субтропических культур молодые плоды *Cyclocarya* с диаметром крыла 0.6—0.7 см. Крыло у них толстое, мясистой консистенции и не имеет никаких следов зубца по краю (см. таблицу на вклейке, *8*). После просветления КОН и окраски стали видными тонкие паутиновидные жилки крыла, большинство из них 2-кратно дихотомирует, все они расположены радиально, имеют одинаковую толщину, не обнаруживая следов возникновения крыла из 3 элементов совершенно так же, как и жилки зрелых плодов *Cyclocarya*. Возможным путем решения этого вопроса является постановка специальных наблюдений за онтогенезом цветка и плода с учетом формирования проводящей системы. Палеоботанические данные пока также не дают однозначного ответа на этот вопрос. У евразиатского олигоценово-миоценового вида *C. weylandii* Straus, сохранившегося в Европе до плиоцена, крыло овальной формы и на одной из узких сторон имеет выемку, в которую входит более толстая не дихотомирующая жилка, дающая под углом 45° 1—2 пары коротких ответвлений и окруженная жилками, проходящими к ней под углом 45° и по касательной к ореху. Сектор с таким жилкованием может составлять до 1/4 или 1/3 крыла (рис. 2, *1*—*3*, *5*, *6*), но иногда встречаются плоды, у которых все жилки радиальные, в том числе и те, что окружают толстую жилку (рис. 2, *4*). Тогда в центре широких сторон проходят сильно ветвящиеся тонкие жилки. В первом случае сектор с короткой толстой жилкой и расходящимися от нее тонкими жилками можно трактовать как развившийся из прицветника, а во втором широкие секторы с сильно ветвящимися жилками — результат развития прицветничков. Однако у олигоценовых европейских видов имеются 2 супротивные выемки и 2 более толстые жилки, при этом у *C. cyclocarpa* (Schlecht.) Iljinskaja крыло круглое и все жилки радиальные (рис. 2, *7*, *8*), а у *C. intermedia* Sveshn. et Budants. крыло овальное и от обеих более толстых жилок ответвления расходятся под углом 45° и даже 80°. Manning (1975) разбирает происхождение крыла *Cyclocarya* на нескольких страницах, допуская при этом противоречия и неточности. В одном месте (с. 165) он пишет, что прицветник, объединенный с двумя прицветниками, образует единственное круглое крыло плода, а в другом (с. 161) утверждает, что круглое крыло образовано почти полностью слиянием двух прицветничков, на той же странице приписывает мне утверждение, что большая часть крыла развивается из прицветника, хотя я ничего подобного не высказывала. Manning в этой работе подробно останавливается на находке им у нескольких плодов *Cyclocarya* в краевом углублении короткого острия. Он объясняет отсутствие этого острия у остальных плодов *Cyclocarya* тем, что оно или прячется в складках края крыла, или отваливается при сотрясении плодов ветром на ветке или же при сборе гербария. Однако проведенное мной исследование молодых плодов *Cyclocarya*, имеющих еще мясистую консистенцию крыла, позволило установить полное отсутствие какого-либо острия или следов повреждения края, указывающих на его утрату. При подсыхании этих плодов край крыла коробится, производя на фотографии впечатление угловатых выступов (см. таблицу на вклейке, *8*). Таким образом, при достижении крыла плода около 0.5 см в поперечнике оно уже не несет никаких следов острия, следовательно, острия на зрелых плодах, обнаруженные Manning, нельзя рассматривать в качестве постоянного элемента плода *Cyclocarya*.

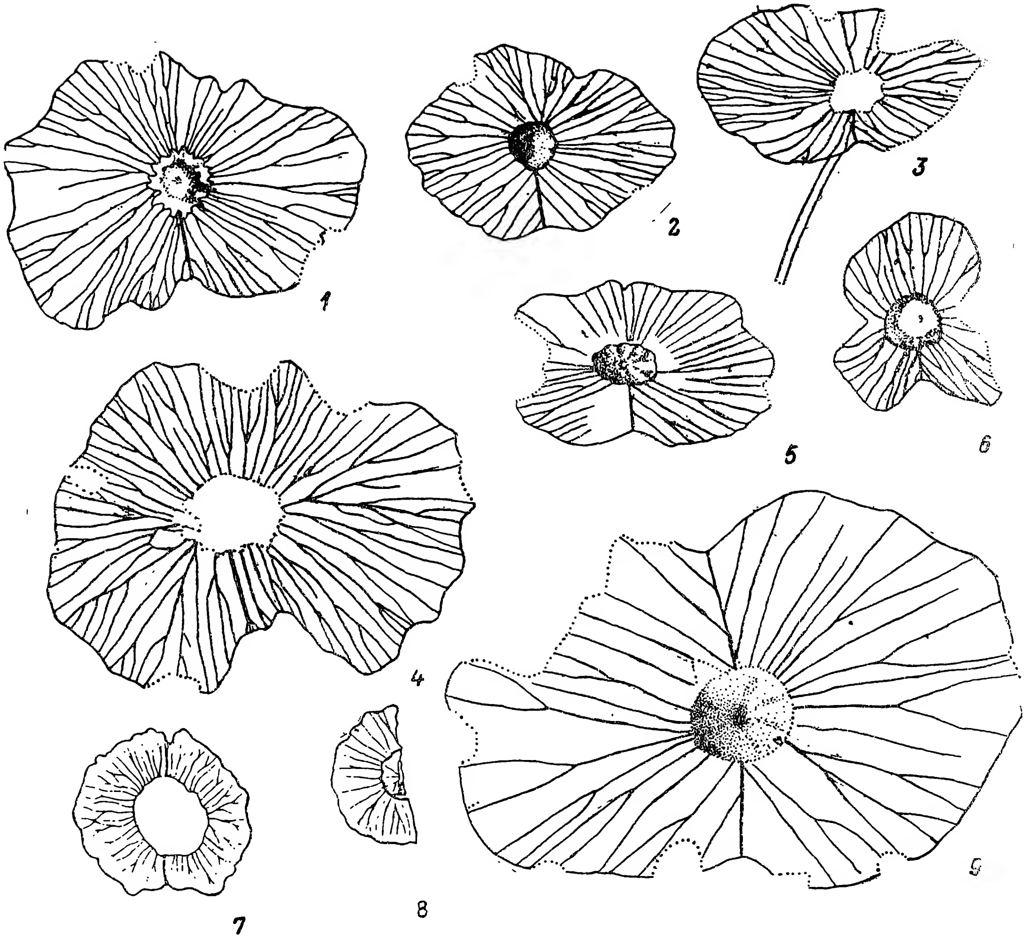


Рис. 2. Ископаемые плоды *Cyclocarya weylandii* (*1—6*), *C. cyclocarpa* (*7*, *8*) и *C. intermedia* (*9*). *1—6*, *9* — выполнены И. А. Ильинской; *7*, *8* — Schlechtendal (1897).

1—4 — поздний олигоцен, Ашутас, Казахстан; *5* — ранний миоцен, Новиково, Сахалин; *6* — олигоцен, Реженка, Западная Сибирь; *7*, *8* — средний олигоцен, Bitterfeld (ГДР); *9* — олигоцен, Светлогорск, Калининградская обл. *1—3*, *5—8* — нат. вел.; *4* — ×2; *9* — ×3.

Однако именно на существовании этого острия основывается утверждение Manning о том, что прицветник принимает очень малое участие в образовании крыла. А это утверждение в свою очередь явилось поводом для Manning считать *Cyclocarya* очень близкой к *Pterocarya* по строению плода и на основании этого объединить их в один род (1975, 1978), рассматривая *Cyclocarya* в качестве подрода рода *Pterocarya*. Здесь нельзя не заметить, что, если бы такой феномен — расположение прицветника в краевой части слившихся прицветничков, как это утверждает Manning, — действительно был бы присущ *Cyclocarya*, это отличило бы этот род от всех остальных родов сем. *Juglandaceae*.

Многочисленные отличия *Cyclocarya* от *Pterocarya*, перечисленные в моей работе (1953) и детально разобранные Manning (1975), пополнились еще новыми данными. Рыльце у *Cyclocarya* комиссуральное (Manchester, 1987), форма его узколентовидная (мои наблюдения 1988 г., см. таблицу на вклейке, *8*), тогда как у *Pterocarya* оно каринальное, перистое, массивное (см.: Ильинская, 1953, рис. 8). Кроме того, вопреки провизорному утверждению Manning (1975: 163) о надземном прорастании *Cyclocarya*, оно оказалось подземным по данным

D. Stone (1973) и наблюдениям Ю. Н. Карпуна в дендропарке «Белые ночи» в Дагомысе. В этом отношении *Cyclocarya* и *Oreomunnea* являются исключением из правила — при малом размере ореха они имеют подземное прорастание. К отличительным признакам *Cyclocarya* следует еще добавить наличие только крупных щитовидных железистых волосков, что также характерно для *Platycarya* и *Engelhardia*, тогда как *Pterocarya*, *Juglans* и *Carya* кроме крупных имеют еще и мелкие щитовидные волоски (Nagel, 1914).

Из признаков, общих для *Cyclocarya* и *Pterocarya*, перечисленных Manning (1975: 163), ни один не выдерживает критики: или их общность далеко не полная, например: «1. Прицветник узкий, маленький, нелопастный у пестичных и тычиночных цветков»; или она не может рассматриваться как родовая общность, поскольку этот признак присущ не только *Pterocarya* и *Cyclocarya*, как, например: «11. Сердцевина веточек перегородчатая», что еще характерно и для рода *Juglans*; или же утверждение об однообразии является ошибочным, например: «8. Рыльце каринальное» и «13. Семядоли надземные при прорастании».

Все проанализированные данные свидетельствуют о самостоятельности рода *Cyclocarya*, и она признана большинством исследователей, занимавшихся систематикой сем. *Juglandaceae*. Назовем здесь лишь некоторых из них: П. И. Дорофеев (1988), Куприянова (1965), R. Givulesku (1978), J. Wolfe, T. Tanai (1980), D. Dilcher (Manchester, Dilcher, 1982), Manchester (1987).

Cyclocarya несомненно является самым архаичным родом подсем. *Juglandoideae*, обнаруживая из всех родов этого подсемейства наибольшую общность с подсем. *Engelhardioideae*. Здесь нельзя не отметить некоторое ее сходство с *Engelhardia* и в общем плане строения плода: прицветник и прицветнички слиты в один круг, их основания срастаются с завязью, однако у *Engelhardia* крыло общее только в основании, а выше делится на 3-лопастное заднее и 1- или 2-лопастное переднее (Dilcher et al., 1976, fig. 2, 4, 5), кроме того, крылья располагаются в плоскостях, почти параллельных главной перегородке ореха.

Завершая рассмотрение подсем. *Juglandoideae*, остается остановиться еще на видовом составе рода *Pterocarya*. Мне представляется неоправданным перевод видов *P. tonkinensis* Franch., *P. delavayi* Franch., *P. forrestii* W. W. Smoth ex Hand.-Mazz. и *P. insignis* Rehd. et Wils. в ранг разновидности (Manning, 1978). Вероятно, известную роль здесь сыграло пренебрежительное отношение Manning к жилкованию листьев как к таксономическому признаку (1975 : 164).

Возвращаясь к обсуждению сем. *Juglandaceae* в целом, постараемся суммировать данные по его географическому распространению в настоящее время и в геологическом прошлом, опираясь в основном на работы Manning (1978) и Manchester (1987), а также на данные, полученные автором в результате обработки сем. *Juglandaceae* для издания «Ископаемые цветковые растения СССР». Наиболее древние находки достоверных остатков *Juglandaceae* относятся к палеоцену, но имеется целая группа меловых таксонов, которые могут рассматриваться как предтечи *Juglandaceae*. Их аннотированный список приведен в работе Manchester (1987: 9). В этот список включены и палеоценовые находки. (Следует отметить, что по крайней мере одна — «*Carya*» *antiquorum* — не принадлежит сем. *Juglandaceae*, а является видом рода *Aesculus* (Ильинская, 1968).

В настоящее время монотипное подсем. *Platycaryoideae* ограничено в своем распространении Восточной Азией (Япония, Корейский п-ов, Китай, Вьетнам). По остаткам плодов род *Platycarya* установлен в раннем эоцене Англии и Северной Америки; по остаткам листьев — в эоцене Аляски и Камчатки, а также Японии; пыльца, сходная с пыльцой *Platycarya*, известна с конца палеоцена по неоген в Европе и в палеоцене и эоцене Северной Америки. Здесь следует отметить, что остатки листьев *Platycarya* могли быть отнесены к другим семействам, так как этот род существенно отличается по жилкованию и зубчатости от хорошо известных палеоботаникам *Pterocarya*, *Carya* и *Juglans*. Кроме *Platycarya* к этому подсемейству относятся еще 6 ископаемых родов: *Platycaryapollenites* Nagy (от позднего палеоцена до неогена Европы и палеоцен, эоцен Северной Америки, часть из этих находок относится к роду *Platycarya*), *Vinea* Wolfe (средний эоцен ?, Аляска), *Pterocaryopsis* Chandler (ранний эоцен, южная Англия), *Paleoplatycarya* Manchester (ранний эоцен, запад Северной Америки), *Hodeya* Reid et Chandler (от среднего эоцена до раннего олигоцена, южная Англия, Северная Америка).

Подсем. *Engelhardioideae* в настоящее время тропическое с выходами в субтропики: *Engelhardia* (северная Индия, юго-восточный Китай, Малайзия, Филиппины), *Oreomunnea* (Мексика и Центральная Америка), *Alfaroa* (Мексика, Центральная Америка, северо-запад Южной Америки, восточный Пакистан, южный Китай, Вьетнам, о-ва Калимантан и Суматра). *Engelhardia* является обычным компонентом пыльцевых спектров палеогена и нижнего миоцена Европы, по плодам установлена в олигоцене Франции. *Oreomunnea*, заключающая, по Manning (1987), 2 вида, распространенных в Мексике и Центральной Америке, не обнаружена в ископаемом состоянии, но к ней близок ископаемый род *Paleocarya* Saporta, я его принимаю в объеме, очерченном H. Jähnichen с соавторами (1984). Этот род, отличающийся от *Oreomunnea* только перистым рыльцем, установлен в среднем миоцене—раннем плиоцене Европы, миоцене Закавказья, в эоцене, олигоцене и миоцене Северной Америки. Род *Alfaroa* включает 8 видов, из которых 7 распространены в Мексике и Центральной Америке, а 1 — в восточном Пакистане, южном Китае, Вьетнаме, на о-вах Суматре и Калимантане. В ископаемом состоянии обнаружен только 1 вид (поздний олигоцен Японии и ранний миоцен Приморья), близкий к современному азиатскому виду. В подсемействе кроме указанного выше *Paleocarya* имеются еще 2 ископаемых рода *Paleooreomunnea* Dilcher, Potter et Crepet и *Paraengelhardtia* Berry (оба — эоцен Северной Америки).

Подсем. *Juglandoideae*, самое крупное в настоящее время, имеет множество ископаемых остатков, часть из которых, особенно остатки листьев, еще ждут ревизии.

Монотипный в настоящее время род *Cyclocarya* с небольшой областью распространения в юго-восточном Китае насчитывает свыше 10 ископаемых видов, которые в целом охватывают палеоцен Северной Америки (самая древняя находка макроостатков семейства в целом), поздний олигоцен—плиоцен Европы, олигоцен Западной Сибири, средний олигоцен—ранний миоцен Казахстана и миоцен Дальнего Востока.

Род *Pterocarya*, насчитывающий сейчас 9 видов с двумя разобщенными областями распространения (Кавказ и примыкающие к нему части Турции и Ирана и вторая область — Япония, Китай, Вьетнам, Лаос), в ископаемом состоянии широко представлен в Европе и Западной Сибири со среднего олигоцена по плиоцен, в Казахстане — с позднего олигоцена по ранний миоцен, в миоцене Восточной Сибири, Дальнего Востока и Японии, но наиболее древние находки этого рода обнаружены в среднем эоцене запада Северной Америки, кроме того, этот род обнаружен там же в олигоцене и миоцене.

Род *Juglans* — самый крупный в семействе (в нем насчитывается 21 вид) и самый разнообразный (4 секции). Две секции распространены в Евразии (юго-восточная Европа, Иран, Средняя Азия, Приморье, Гималаи, Китай, Япония), а две — в Америке (вся Северная к югу от Великих Озер, восток Южной с заходом на юг за тропик Козерога и о-ва Вест-Индия). Наиболее древние ископаемые находки известны из палеоцена крайнего севера Азии (листочки) и палеоцена—раннего эоцена Камчатки, в Северной Америке по листочкам *Juglans* известен с палеоцена, а по плодам — с эоцена по плейстоцен, в Евразии его остатки по плодам известны во многих местонахождениях с олигоцена по плиоцен, а по пыльце — со второй половины эоцена.

Род *Carya* — второй по величине род семейства (17 видов в 3 секциях), причем большинство видов обитает в Северной Америке, 1 вид заходит в Мексику, 1 — только в Мексике и 3 — в Азии (1 — в Лаосе и Вьетнаме, 1 — в южном Китае и Вьетнаме и 1 — в северо-западной Индии, южном Китае и Вьетнаме).

По ископаемым плодам наиболее древние находки известны из эоцена Европы, где он продолжал существовать до плиоцена, а в Азии и Северной Америке — с олигоцена. По палеопалинологическим данным *Carya* известна также с эоцена.

Подсем. *Juglandoideae* заключает 5 вымерших родов: *Monipites* Woodhouse, установленный по пыльце (палеоцен Северной Америки), *Pterocaryoxylon* Müller-Stoll et Mädel, установленный по древесине (средний эоцен—миоцен Голарктики), *Juglandicarya* Reid et Chandler (ранний эоцен Англии и палеоцен Северной Америки), *Sphaerocarya* Dorofeev (олигоцен—плиоцен Евразии), *Polyptera* Manchester et Dilcher (палеоцен Северной Америки). Из этих родов *Monipites*, возможно, принадлежит *Cyclocarya*.

Итак, наибольшее родовое разнообразие *Juglandaceae* наблюдалось в эоцене — во время окончательного формирования большинства современных родов древесных покрытосеменных, приурочено оно было в основном к средним широтам Северного полушария, редко пересекая на юге 40-ю, а на севере 60-ю параллели. Эта область распространения палеогеновых *Juglandaceae* лежит заметно севернее современных ареалов *Juglandaceae*, что хорошо видно на картах, опубликованных Manchester (1987, fig. 17, 29, 35, 50—52), и совпадает с областью инвазии субтропической флоры во время эоценового климатического оптимума, когда область полтавской флоры продвинулась в Азии севернее 60° с. ш. (Ильинская, 1986). Отсутствие палеоботанических данных по эоцену для территорий, где сейчас распространено подсем. *Engelhardioideae*, оставляет открытым вопрос: происходило ли развитие *Juglandaceae* в прошлом только в интервале между 40-й и 60-й параллелями или же и южнее — там, где их потомки распространены в настоящее время.

Детальное изучение сем. *Juglandaceae*, проведенное Manchester, подтвердило, что оно значительно уступает в древности таким семействам, как *Platanaceae* и *Cercidiphyllaceae*, примерно на 30 млн. лет.

КЛЮЧ ПОДСЕМЕЙСТВ И РОДОВ СЕМЕЙСТВА JUGLANDACEAE

1. Прицветник пестичного цветка при созревании плода остается на оси соцветия, пыльцевые зерна мелкие, экваториально 3-поровые с псевдокольпами, древесина с трахеидами и спиральными утолщениями на стенках мелких сосудов и трахеид, перфорации сосудов простые . . . . подсем. *Platycarioideae*, род *Platycarya*

1. Прицветник пестичного цветка при созревании плода опадает вместе с плодом . . . .

   2. Прицветник пестичного цветка 3-лопастный, пыльцевые зерна мелкие экваториально 3-, реже 4-поровые, сосуды с лестничными и простыми перфорациями — подсем. *Engelhardioideae*.

   3. Прицветник только прикреплен к ореху, остается в виде маленькой чешуйки или разрастается в 3-лопастное крыло, прицветнички у пестичных цветков отсутствуют или рудиментарные, рыльце головчатое, пыльники и плоды голые, нексина толстая, поровые отверстия у пыльцевых зерен почти щелевидные, прорастание подземное или надземное, плоды 4- и 8-гнездные. . . . род *Alfaroa*.

3. Прицветник и прицветнички срастаются с орехом до его середины или почти до его верхушки, прицветник при плоде разрастается в 3-лопастное заднее крыло, а прицветнички — в переднее цельное или 2-лопастное крыло . . . .

4. Средняя лопасть заднего крыла с 3 жилками 1-го порядка, переднее крыло полностью закрывает орех, орех и пыльники голые, рыльце каринально головчатое, некзина толстая, поровые отверстия эллиптические, прорастание подземное. . . род *Oreomunnea.*

4. Жилкование средней лопасти заднего крыла перистое, иногда с базальными жилками, переднее крыло только частично закрывает орех, орех и пыльники опушенные, рыльце комиссуральное перистое, некзина тонкая или неразличима, поровые отверстия округлые или овальные, прорастание надземное . . . род *Engelhardia.*

2. Прицветник пестичного цветка цельный, пыльцевые зерна крупные 3-, многопоровые, сосуды только с простыми перфорациями . . . . подсем. *Juglandoideae.*

5. Пестичные цветки с 4 чашелистиками, пыльцевые зерна с 3—5 порами, расположенными по экватору, и, кроме того, могут быть еще 1—11 пор на одной из полусфер, сердцевина у молодых побегов перегородчатая . . . . триба *Juglandeae.*

6. Плоды крылатые.

7. Прицветник и прицветнички у пестичного цветка объединены в чашу, которая при плоде разрастается в дисковидное крыло, окружающее орех по экватору, рыльце комиссуральное, пыльцевые зерна обычно 4-, реже 3—5-поровые, прорастание подземное . . . . род *Cyclocarya.*

7. Прицветник при плоде остается в виде чешуйки у его основания, прицветнички разрастаются в 2 крыла, рыльце каринальное, пыльцевые зерна обычно с 5—8, реже 3—9 экваториальными порами, иногда с заметным дистальным гармомегатом, прорастание надземное . . . . род *Pterocarya.*

6. Плоды бескрылые, прицветник и прицветнички вместе с листочками околоцветника образуют при плоде мясистый нераскрывающийся экзокарп, рыльце каринальное, пыльцевые зерна с 5 экваториальными и 1—11 порами на одной из полусфер, прорастание подземное . . . . род *Juglans.*

5. Пестичные цветки без чашелистиков, прицветник и прицветнички при плоде образуют кожистый экзокарп, раскрывающийся 4 створками, рыльце каринальное, пыльцевые зерна 3—4-, реже 5-поровые с порами, смещенными на одну из полусфер, имеют дистальный гармомегат, сердцевина молодых веток сплошная, прорастание подземное . . . . триба *Hicorieae*, род *Carya.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев П. И. Миоценовые флоры Тамбовской области. Л.: Наука, 1988. 197 с. — *Ильинская И. А.* Монография рода *Pterocarya* Kunth // Тр. Ботан. ин-та. Сер. 1. 1953. Вып. 10. С. 7—123. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 121 с. — *Ильинская И. А.* Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 84—112. — *Куприянова Л. А.* Палинология сережкоцветных. М.; Л.: Наука, 1965. 215 с. — *Dilcher D. L.*, *Potter F. W.*, *Crepet W. L.* Investigation of Angiosperms from the eocene of North America: Juglandaceous winged fruits // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63, N 5. P. 532—544. — *Givulesku R. Cyclocarya cyclocarpa* (Schlechtendal) Knobloch in Pannonianul superior al Paratethysului // Dări de seamă ale sedintelor. 1978. Vol. 64. P. 379—382. — *Hjelmquist H.* Studies on the floral morphology and phylogeny of the *Amentiferae* // Bot. Notiser. 1948. N 2. P. 5—171. — *Jähnichen H. W.*, *Freiderick L.*, *Takaĉ M.* Engelhardioid leaves and fruits from the European Tertary. Pt II // Tertiary research. 1984. Vol. 6. P. 109—134. — *Koidzumi C.* On classification of the *Juglanda-*

ceae // Acta Phytotax. Geobot. 1937. N 6. P. 1—17. — *Leroy J. E.* Étude sur les Juglandaceae // Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Ser. B. Bot. 1955. N 6. P. 1—246. — *Manchester S. R.* The fossil history of the *Juglandaceae* // Monogr. syst. bot. Missouri Bot. Gard. 1987. Vol. 21. P. 1—137. — *Manchester S. R., Dilcher D. L.* Pterocaryoid fruits and their evolutionary and biogeographic significance // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. P. 275—286. — *Manning W. E.* New combinations and notes on *Engelhardia* (*Juglandaceae*) of the Old World // Bull. Torrey Bot. Club. 1966. Vol. 93, N 1. P. 34—52. — *Manning W. E.* An analysis of genus *Cyclocarya* Iljinskaja // Bull. Torrey Bot. Club. 1975. Vol. 102, N 4. P. 157—166. — *Manning W. E.* The classification within the *Juglandaceae* // Ann. Missouri Bot. Garden. 1978. Vol. 65, N 4. P. 1058—1087. — *Melchior H. Juglandaceae* // Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. 12. 1964. Vol. 2. S. 41—43. — *Nagel K.* Studien über die Familie der Juglandaceen // Jahrb. Syst. Pflanzengeschichte u. Pflanzengeogr. 1914. Bd 5, Hf 5. S. 459—531. — *Nakai T. Juglandaceae* Lindl. // Nakai Flora sylvatica Koreana. 1933. Pt 20 (2). P. 67—88. — *Oersted A. S.* Bidrag Kunskab om Valnodplanterne // Vidensk. Meddel. Dansk. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn. 1870. P. 159—174. — *Schlechtendal D.* Beiträge zur näheren Kenntnis der Braunkohlenflora Deutschlands // Abh. naturf. Ges. Halle. 1897. Bd 21. S. 85—110. — *Stone D. E.* Patterns in the evolution of amentiferous fruits // Brittonia. 1973. Vol. 25. P. 371—384. — *Stone D. E., Broome C. R. Juglandaceae A.* Rich ex Kunth // World pollen and spore flora. 1975. Vol. 4. P. 1—31. — *Whitehead D. R.* Pollen morphology in the *Juglandaceae* II: survey of the family // J. Arn. Arbor. 1965. Vol. 46. P. 369—410. — *Wolfe J. A., Tanai T.* The Miocene Seldovia Point flora from the Kenai Group, Alaska // Prof. Paper. U. S. Geol. Surv. 1980. Vol. 1105. P. 1—52.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

SUMMARY

There are three distinct branches of evolution in *Juglandaceae* and accordingly the three subfamilies are established, *Platycaryoideae*, *Engelhardioideae* and *Juglandoideae*, of which *Engelhardioideae* is the new one. The peculiar species *E. roxburghiana* we recognized as *Alfaroa roxburghiana* comb. nov. The validity of the genus *Cyclocarya* is confirmed by the new data. The largest diversity of the genera *Juglandaceae* was established on the base of paleobotanical data in Eocene and it coincided with the region of distribution of Poltavian subtropical flora (40—60° NL). The lack of paleobotanical data from the region of the greatest diversity of the present-day *Juglandaceae* does not allow to determine the site of their origin.

УДК 582.579.2

© 1990

В. С. Шнеер

СЕРОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОДА *IRIS* s. l. (*IRIDACEAE*)

V. S. SHNEYER. SEROTAXONOMIC STUDY OF THE GENUS *IRIS* S. L. (*IRIDACEAE*)

Исследовано серологическое сходство запасных белков семян видов из 7 родов, относимых к роду *Iris* s. l. Показано существенное серологическое отличие родов *Hermodactylus* и *Gynandriris* от родов *Iris* s. str., *Juno*, *Xiphium*, *Pardanthopsis*, *Iridodictyum*, белки которых обладают выраженным сходством. Белки «бородатых» и «безбородых» ирисов обнаруживают неодинаковую степень сходства с белками *Juno*, *Xiphium*, *Pardanthopsis*. Обсуждены вопросы систематики и филогении рода *Iris* s. l. с привлечением полученных данных.

Несмотря на то что род *Iris* принадлежит к числу тех, которые интенсивно изучались, понимание его объема существенно различается у систематиков как прошлого, так и настоящего. Наиболее характерный признак видов, относимых к роду *Iris* s. l., — цветок своеобразной конструкции, где три наружные доли околоцветника отогнуты книзу, а три внутренние доли у большинства видов приподняты вверх. Основываясь на этом признаке, авторы первых классификаций (Roemer, Schultes, 1817; Tausch, 1823; Spach, 1846) включали в род виды, существенно различавшиеся по некоторым деталям строения цветка, а также по вегетативным признакам — строению листа, подземных органов (корневища, клубня, клубнелуковицы), отмечая какую-либо особенность таксонов выделением их в секцию или подрод. Несколько групп видов, обладавших «ирисовым» цветком, разными авторами в разное время признавались в качестве родов — *Hermodactylus* Mill., *Xiphium* Mill., *Gynandriris* Parl., *Juno* Tratt., *Iridodictyum* Rodion., *Pardanthopsis* Lenz. Из этих родов, пожалуй, только монотипный род *Hermodactylus* во всех системах после E. Spach (1846) признавался в качестве самостоятельного, остальные таксоны теми или иными монографами рода *Iris* включались в этот род (Alefeld, 1863; Dykes, 1913; Lawrence, 1953). В 1961 г. Г. И. Родионенко в своей системе признал в качестве самостоятельных роды *Xiphium*, *Juno*, *Gynandriris* и выделил род *Iridodictyum*. В 1981 г. B. Mathew опубликовал новую систему рода *Iris*, в которой три из этих четырех таксонов (кроме *Gynandriris*) включены в род *Iris* в качестве подродов. В настоящее время среди систематиков одинаково распространено как широкое, так и узкое понимание рода *Iris*.

Цель нашего исследования — оценить иммунохимическим способом степень сходства запасных белков семян у видов рода *Iris* s. str. между собой, сравнить по этому признаку с видами выделяемых родов и ряда близких родов и посмотреть, как будет соотноситься уровень серологического сходства таксонов с расположением таковых в системах рода *Iris*.

Материал и методы

Материал (семена) был получен в Ботаническом саду АН СССР, а также собран нами в местах естественного произрастания видов. Водосолерастворимые белки экстрагировали из обезжиренной муки забуференным физиолотическим раствором pH 7.0. Получение кроличьих антисывороток на выделенные белки, анализ белков методом двойной иммунодиффузии в агарозно-крахмальном геле с полными и истощенными антисыворотками, а также принципы методов и способы интерпретации результатов, полученных с истощенными сыворотками и при учете «шпор», описаны ранее (Шнеер, 1983, 1988).

Были исследованы белки следующих видов *Iris* s. str. (по системе Г. И. Родионенко): *Iris sibirica* L., *I. bulleyana* Dykes, *I. pseudacorus* L., *I. laevigata* Fisch., *I. setosa* Pall., *I. ruthenica* Ker-Gawl., *I. macrosiphon* Torr. (подрод *Limniris*), *I. sogdiana* Bunge, *I. musulmanica* Fomin, *I. graminea* L., *I. foetidissima* L. (подрод *Xyridion*), *I. milesii* Foster (подрод *Crossiris*), *I. albertii* Regel, *I. pallida* Lamm., *I. bloudowi* Bunge, *I. humilis* Georgi, *I. hoogiana* Dykes, *I. korolkowii* Regel, *I. falcifolia* Bunge, *I. iberica* Hoffm. (подрод *Iris*) — и близких к нему родов (*Iris* s. l.): *Pardanthopsis dichotoma* (Pall.) Lenz., *Gynandriris maricoides* (Regel) Nevski, *Iridodictyum reticulatum* (Bieb.) Rodion., *Hermodactylus tuberosus* Mill., *Xiphium vulgare* Mill., *Juno orchioides* (Carr.) Vved., *J. warleyensis* (Foster) Vved., *J. drepanophilla* (Aitch.) Rodion., *J. nicolai* Vved., а также белки вида *Belamcanda chinensis* (L.) Leman из рода, родственного роду *Iris*, и для сравнения — видов из более отдаленных родов — *Homeria collina* Vant. и *Tigridia pavonia* Ker-Gawl.

В данной работе использовались антисыворотки на белки *Iris sibirica*, *I. pseudacorus*, *I. humilis*, *I. pallida*, *Juno warleyensis*.

Результаты и обсуждение

Степень серологического сходства белков мы определяли, анализируя реакции иммунодиффузии в геле, учитывая образование «шпор» и оценивая интенсивность реакций белков с истощенными сыворотками.

Анализируя белки ирисов в узком смысле, мы обнаружили, что серологически заметно различаются две группы ирисов — так называемые «бородатые», т. е. несущие на внутренней поверхности наружных долей околоцветника продольный гребневидный вырост или бородку из волосков (подроды *Iris* и *Crossiris*), и «безбородые», не имеющие такого выроста (подроды *Limniris* и *Xyridion*).[1] Результаты серологического исследования ирисов в узком смысле опубликованы отдельно, здесь же укажем, что *I. milesii* из подрода *Crossiris*, помещенного Mathew в один подрод с «безбородыми» ирисами (в ранге секции), оказался серологически отличен от них и обнаружил сходство с видами из подрода *Iris*, что согласуется с мнением Родионенко, который считает подроды *Iris* и *Crossiris* очень близкими (Родионенко, 1961: 182), хотя и не объединяет их. Виды из подродов *Limniris* и *Xyridion* серологически явно отличны от «бородатых» ирисов, но четкого разделения на две группы, соответствующие подродам, «безбородые» ирисы не дали, хотя вообще серологическая гетерогенность внутри группы «безбородых» ирисов значительно превышает таковую у «бородатых».

Для определения серологического сходства белков видов рода *Iris* s. str. и других родов мы использовали белки разных видов «бородатых» и «безбородых» ирисов, и, так как белки разных видов в пределах каждой из этих групп давали практически одинаковые результаты, виды мы в таблицах не указываем, но данные по «бородатым» и «безбородым» ирисам приводим отдельно, так как результаты реакций белков видов из этих групп в ряде случаев различались. Белки видов, представляющих две секции рода *Juno*, оказались серологически сходны между собой относительно белков других родов, поэтому

---

[1] Значительные различия между «бородатыми» и «безбородыми» ирисами были также обнаружены нами при изучении ДНК ирисов (Шнеер, 1976).

ТАБЛИЦА 1

Наличие и направление «шпор» в реакциях иммунодиффузии

Антисыворотки	*Iris pallida, Iris humilis*										*Iris sibirica, Iris pseudacorus*										*Juno warleyensis*									
	Iris										*Iris*										*Iris*									
Белки	*Iris, Crossiris*	*Limniris, Xyridion*	*Pardanthopsis*	*Juno*	*Xiphium*	*Belamcanda*	*Iridodictyum*	*Hermodactylus*	*Gynandriris*	*Homeria*	*Iris, Crossiris*	*Limniris, Xyridion*	*Pardanthopsis*	*Juno*	*Xiphium*	*Belamcanda*	*Iridodictyum*	*Hermodactylus*	*Gynandriris*	*Homeria*	*Iris, Crossiris*	*Limniris, Xyridion*	*Pardanthopsis*	*Juno*	*Xiphium*	*Belamcanda*	*Iridodictyum*	*Hermodactylus*	*Gynandriris*	*Homeria*
Iris *Iris, Crossiris*	0										0										0									
Limniris, Xyridion	|	0									—	0									0	0								
Pardanthopsis	0	—	0								0	|	0								|	—	0							
Juno	|	×	0	0							×	|	0	0							—	—	—	0						
Xiphium	|	0	0	0	0						0	|	0	—	0						0	0	—	|	0					
Belamcanda	0	—	0	0	—	0					0	|	0	0	|	0					0	—	0	|	0	0				
Iridodictyum	|	|	|	0	0	|	0				×	|	0	—	—	0	0				|	0	0	|	0	|	0			
Hermodactylus	|	|	|	|	|	|	0	0			|	|	|	×	|	|	|	0			|	|	|	|	|	|	|	0		
Gynandriris	|	|	|	|	|	|	|	|	0		|	|	|	|	|	|	×	|	0		|	|	|	|	|	|	|	—	0	
Homeria	|	|	|	|	|	|	|	|	|	0	|	|	|	|	|	|	|		0	0	|	|	|	|	|	|	|	0	0	0

Примечание. «|» — белок таксона, указанного вверху, дает «шпору» в направлении белка, указанного слева, т. е. он имеет больше общих антигенных детерминант с белком, на который получена сыворотка (реакция частичной идентичности); «—» — белок таксона, указанного слева, дает «шпору» в направлении белка таксона, указанного вверху, и имеет больше общих детерминант с реперным белком (также реакция частичной идентичности); «×» — «шпоры» перекрещиваются, оба белка имеют разные общие детерминанты с реперным белком; «0» — «шпор» нет, белки сходны относительно данной антисыворотки (реакция полной идентичности).

виды не указаны. Остальные исследованные роды — монотипные или олиготипные — представлены одним видом.

Результаты анализа «шпор» в реакциях иммунодиффузии представлены в табл. 1. Все варианты опыта были поставлены отдельно с сыворотками на белки *I. sibirica* и *I. pseudacorus*; наличие и направление «шпор» в каждом случае совпадало для обеих сывороток, поэтому результаты мы объединили. Такая же картина была получена в опытах с сыворотками на белки «бородатых» ирисов — *I. pallida* и *I. humilis*, данные также объединены.

Результаты иммунодиффузии с истощенными сыворотками представлены в табл. 2. Так как опыты с истощением сывороток требуют сравнительно больших количеств материала, у нас не было возможности поставить все варианты со всеми сыворотками, но выборочно поставленные параллельные опыты с сыворотками на белки *I. sibirica* и *I. pseudacorus* дали сходные результаты, поэтому все опыты проводили с сывороткой *I. pseudacorus*. Аналогичным образом мы убедились в тождественности результатов, полученных с сыворотками *I. pallida* и *I. humilis*, и всю серию опытов провели с сывороткой *I. humilis*.

ТАБЛИЦА 2

Результаты реакций иммунодиффузии белков с истощенными сыворотками

Тестируемые белки		Истощаемые сыворотки									
		Iris humilis					*Iris pseudacorus*				
		Истощающие белки									
		Limniris, Xyridion	*Xiphium*	*Juno*	*Iridodictyum*	*Gynandriris*	*Iris, Crossiris*	*Xiphium*	*Juno*	*Iridodictyum*	*Gynandriris*
Iris	*Iris*, *Crossiris*	++	++	++	++	++	к	0	+	0	+
	Limniris, *Xyridion*	к	0	0	0	+	++	++	++	++	++
Juno		+	0	к	+	++	0	0	к	0	++
Xiphium		0	к	0	0	+	+	к	+	+	+
Belamcanda		++	+	0	—	++	0	+	0	—	0
Iridodictyum		+	0	0	к	++	0	0	+	к	++
Gynandriris		0	0	0	0	к	0	0	0	0	к
Tigridia		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. «++» — сильная реакция; «+» — слабая реакция; «0» — отсутствие реакции; «к» — контроль на отсутствие реакции с белком, использованным для истощения сыворотки; «—» — вариант не исследовался.

Наименьшее число общих антигенных детерминант с другими белками оказалось у белка *Homeria collina*, если оценивать по наличию и направлению «шпор» (табл. 1), и у белка *Tigridia pavonia*, если судить по реакциям с истощенными сыворотками (табл. 2), что вполне закономерно, так как это роды, не входившие в род *Iris* s. l., и взятые в качестве контрольных. Но почти столь же серологически отдаленным родом оказался не род *Belamcanda*, который хотя и считается ближайшим родственником роду *Iris* s. l., но не включался в него, а род *Gynandriris*. Белки всех ирисов в широком смысле дают «шпору» в направлении белка *Gynandriris* в реакциях со всеми сыворотками (табл. 1), а истощение сывороток белками *Iris*, *Xiphium*, *Iridodictyum*, *Juno* снимает реакцию с белком *Gynandriris* (табл. 2). Род *Gynandriris* был описан F. Parlatore (1854), но в дальнейшем многие систематики включали его в *Iris*, в том числе W. R. Dykes (1913) и G. H. M. Lawrence (1953). Родионенко (1961) и Mathew (1981) признают *Gynandriris* в качестве рода. Наши данные бесспорно подтверждают эту точку зрения.

Несколько менее выраженное, но также явное серологическое различие с белками других исследованных видов *Iris* s. l. обнаружил белок *Hermodactylus tuberosus* (из-за недостатка материала изучалось только образование «шпор»), т. е. серологически подтверждается признаваемое специалистами существование рода *Hermodactylus* (в литературе рассматриваемый вид и сейчас встречается под названием *Iris tuberosus* L.).

Серологическое сходство белков ирисов в узком смысле и видов, относимых к родам *Xiphium*, *Iridodictyum*, *Juno*, *Pardanthopsis*, весьма значительно, на что указывает большое число реакций полной идентичности между белками этих таксонов (табл. 1). Реакции с истощенными сыворотками также выявляют наличие большого количества общих антигенных детерминант в белках членов этой группы, так если истощение белком *Gynandriris* в малой степени ослабляет реакцию сывороток с белками ирисов в широком смысле и рода *Belamcanda*, то истощение белками *Juno*, *Xiphium*, *Irididictyum* существенно влияет почти на все реакции, кроме гомологичных, ослабляя или даже снимая их (табл. 2). К этим родам тесно примыкает серологически и род *Belamcanda*.

Ранее результаты изучения гибридизации ДНК ирисов в узком смысле и видов рода *Juno* позволили нам прийти к следующему выводу: «. . .уровень гомологии повторяющихся последовательностей ДНК дает основания говорить о том, что если рассматривать родственные связи между „бородатыми“ и „безбородыми“ ирисами как позволяющие считать эти группы подродами одного рода, то и родство группы *Juno* с ирисами выражено не в меньшей степени» (Шнеер, Антонов, 1975). Высокий уровень серологического сходства белков позволяет сделать сходный вывод относительно ирисов и 5 вышеперечисленных родов.

Рассмотрев результаты, характеризующие сходство белков этих 5 таксонов с белками «бородатых» и «безбородых» ирисов отдельно, мы обнаружили, что здесь, как и между собой, белки «бородатых» и «безбородых» ирисов различаются.

Род *Pardanthopsis*, выделенный сравнительно недавно (Lenz, 1972), а также роды *Juno* и *Belamcanda* обнаруживают по белку большее сходство с «бородатыми» ирисами, чем с «безбородыми». Белки *Pardanthopsis* и *Belamcanda* дают «шпоры» с белками «безбородых» ирисов в реакциях с сыворотками на белки «бородатых» и реакции полной идентичности с белками «бородатых» в реакциях с сыворотками на белки «безбородых» ирисов. Реакции белка *Belamcanda* с сывороткой *I. humilis* в малой степени ослабляются при истощении другими белками, что свидетельствует о наличии большого количества общих детерминант. Белки *Belamcanda* и *Pardanthopsis* дают реакции полной идентичности со всеми сыворотками, что говорит о сходстве их белков. Впрочем, эти два рода имеют много общих признаков на морфологическом уровне (Родионенко, 1961; Lenz, 1972), укажем также, что по анатомическим особенностям строения листа оба рода сходны с рядом «бородатых» ирисов (Wu, Cutler, 1985).

Обнаружив, что белки *Juno*, судя по реакциям с сыворотками на белки ирисов, более сходны с белками «бородатых» ирисов, чем с белками «безбородых» (табл. 1 и 2), мы сопоставили этот результат с нашими данными по гибридизации ДНК (Шнеер, Антонов, 1975). Тогда тоже оказалось, что уровень гомологии ДНК видов *Juno* и «бородатых» ирисов выше, чем *Juno* и «безбородых» ирисов, но различия не были статистически достоверными, и мы не придали им значения. Обнаруженное серологическое сходство белков *Juno* и «бородатых» ирисов позволяет предположить, что тот результат не был случайным. Нужно оговорить, что сыворотка *Juno* не дифференцирует белки «бородатых» и «безбородых» ирисов — по-видимому, сходные с ирисными детерминанты составляют небольшую часть детерминант белков *Juno*, и их трудно выявить. Вопрос о сходстве *Juno* и ирисов на уровне макромолекул требует дальнейшего изучения.

Результаты реакций с истощенными сыворотками показывают, что белок *Xiphium* имеет больше общих антигенных детерминант с белками «безбородых» ирисов, чем с белками «бородатых» (табл. 2), хотя анализ «шпор» (табл. 1) таких различий не выявляет.

Белок *Iridodictyum* (судя по образованию им «шпор», по истощению им сывороток и по его реакциям с истощенными сыворотками) не обнаруживает преобладания общих детерминант с какой-либо группой ирисов или другими родами, и вообще в группе из 6 родов *Iridodictyum* связан с остальными, пожалуй, наименее тесно, об этом говорит большее, чем у белков других родов, число реакций частичной идентичности.

В целом полученные нами данные можно интерпретировать следующим образом: если продолжать сохранять в пределах одного рода «бородатые» и «безбородые» ирисы, вряд ли оправданно выделение родов *Juno*, *Xiphium*, *Pardanthopsis*, *Iridodictyum*. Так как «бородатые» и «безбородые» ирисы отличаются не только на уровне макромолекул и не только «бородкой», но и по многим другим признакам, а в таксономической истории рода уже были попытки отнести их к разным родам (Alefeld, 1863), следует еще раз внимательно проанализировать эти группы.

Изучавшийся нами признак характеризует лишь небольшую долю сходства исследованных таксонов в целом, и мы не рассматривали здесь, как он коррелирует с другими признаками, поэтому не считаем возможным делать более решительные таксономические выводы. Но, так как вся исследованная группа обладает высоким, хотя и дифференцированным уровнем сходства белков, можно попытаться нарисовать картину эволюции таксонов, относимых к ирисам в широком смысле, на основе изученного признака. Если допустить, что высокая серологическая гетерогенность «безбородых» ирисов, как и показанная ранее гетерогенность по свойствам ДНК (Шнеер, 1976), подтверждает мнение ряда систематиков о древности этой группы по сравнению с «бородатыми» (Родионенко, 1961), то «безбородые» ирисы (и, возможно, *Xiphium*) представляют одну эволюционную линию, рано отделившуюся от предковой группы, а «бородатые» ирисы, *Juno*, *Pardanthopsis*, *Belamcanda* — другую, более молодую; остальные роды представляют отдельные ветви, причем *Irididictyum* менее удален от «ирисных» ветвей, чем *Hermodactylus* и *Gynandriris*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 215 с. — *Шнеер В. С.* Сравнительное исследование некоторых свойств ДНК растений из семейства Касатиковых: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. М., 1976. 23 с. — *Шнеер В. С.* О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 1. С. 49—54. — *Шнеер В. С.* Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1073—1085. — *Шнеер В. С.*, *Антонов А. С.* Гомологии в ДНК видов рода *Iris* L. // ДАН СССР. 1975. Т. 222, № 3. С. 247—250. — *Alefeld F.* Über die Gattung *Iris* L. // Bot. Ztg. 1863. Bd XXI. S. 289—291, 296—298. — *Dykes W. R.* The genus *Iris*. Cambridge, 1913. 249 p. — *Lawrence G. H. M.* A reclassification of the genus *Iris* // Gentes Herbarum. 1953. Vol. 8, fasc. 4. P. 346—365. — *Lenz L. W.* The status of *Pardanthopsis* (*Iridaceae*) // Aliso. 1972. Vol. 7, N 4. P. 401—403. — *Mathew B.* The *Iris*. London: Batsford, 1981. 202 p. — *Parlatore F.* Nuovi generi e nuove specie di plante monocotiledoni. Firenze: Le Monnier, 1854. 60 p. — *Roemer J.*, *Schultes F.* Systema vegetabilum. Stutgardtiae, 1817. Vol. 1. P. 456—482. — *Spach E.* Revisio generis *Iris* // Ann. Sci. Nat. 1846. Ser. 3. N 5. P. 89—111. — *Tausch I. F.* Hortus canalius seu plantarum rariorum. Pragae, 1823. T. 1. 26 p. — *Wu Q.-G.*, *Cutler D. F.* Taxonomic, evolutionary and ecological implications of the leaf anatomy of rhizomatous *Iris* species / Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 90, N 3. P. 253—303.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 I 1990.

SUMMARY

Serological similarity of seed storage proteins of 7 genera referred to the genus *Iris* s. l. has been studied. *Hermodactylus* and *Gynandriris* are dissimilar serologically to each other and to all other genera. The group including *Iris* s. str., *Xiphium*, *Juno*, *Pardanthopsis*, *Iridodictyum* and *Belamcanda* have rather similar proteins, but «bearded» and «beardless» irises differ serologically from each other and reveal uneven similarity to most of the members of the group. *Juno*, *Pardanthopsis*, *Belamcanda* appear to be closer to «bearded» irises, *Xiphium*—does to «beardless» irises. Some taxonomic and phylogenetic problems in the genus *Iris* are discussed using the data received.

УДК 582.998

© 1990

О. В. Чернева

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ РОДА *COUSINIA* (*ASTERACEAE*)

O. V. CHERNEVA. PROBLEMS OF EVOLUTION OF THE GENUS *COUSINIA* (*ASTERACEAE*)

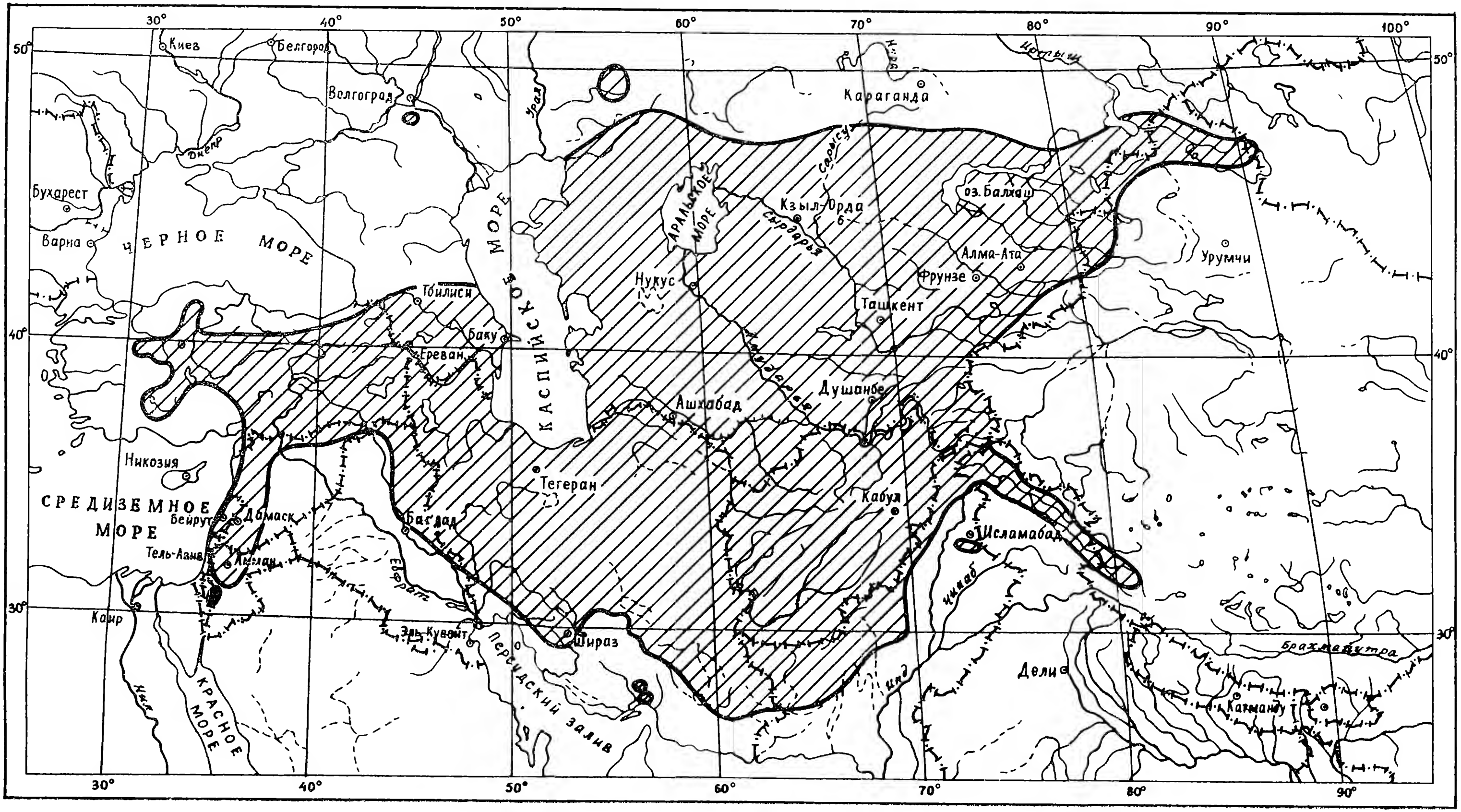
Род Кузиния — *Cousinia* Cass. — один из крупных родов трибы *Cardueae* сем. *Asteraceae*. В нем насчитывают более 600 видов, из которых 280 встречаются на территории СССР (Чернева, 1962; Rechinger, 1972, 1979). Все многообразие рода сосредоточено исключительно в пределах Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской области Древнесредиземноморского подцарства (по районированию А. Л. Тахтаджяна, 1978) (Чернева, 1974; Rechinger, 1986; Knapp, 1987); в СССР ареал рода охватывает в основном Среднюю Азию и Закавказье (Чернева, 1962, 1974; Тахтаджян, 1987) (см. рисунок).

Палеоботанические материалы по роду найти пока не удалось, поэтому вопросы его эволюции можно обсуждать только анализируя данные сравнительной морфологии, экологии и современного географического распространения видов. Такой анализ подтверждает наличие в роде главного пути эволюции — резко нарастающей ксероморфности признаков.

В Средней Азии встречаются 262 вида, поэтому мы попытались понять основной путь эволюции рода, сопоставив его развитие с палеоботаническими процессами этой территории.

Здесь с неогена прослеживается резко нарастающая континентальность и сухость климата и огромные по размаху альпийские процессы орогенеза, приведшие в конечном итоге, очевидно, и к редукции Тетиса. В результате этих кардинальных неогеновых процессов резко менялась картина растительности, происходило обеднение древесной флоры и опустынивание территории. К миоцену происходит обособление двух мощных горных систем — Тянь-Шаня и Памиро-Алая и их усложнение. В работах Р. В. Камелина (1973, 1979) убедительно показано, как и из чего слагалась флора горной Средней Азии как определенная совокупность комплексов видов, в составе которой объединились элементы пойменного субтропического леса, «прашибляка», «чернолесья» и различных вторичных «автохтонных» флороценотипов, и выкристаллизовалась в ядро единой флоры, которое развивалось в этой флоре в течение плиоцена и плейстоцена.

Сравнительно-морфологический анализ признаков видов рода позволяет разделить его на три подрода: *Cynaroides*, *Hypacanthodes*, *Cousinia*. Однако примитивные и продвинутые признаки очень различно распределены в этих подродах, ни один из них не может считаться исходным для другого. Скорее всего, эти подроды одновозрастны. Можно предположить, что «пракузинии» сформировались в недрах мезофильных группировок и очень скоро дифференцировались на группы, связанные в своем развитии с мезофильными широколиственными лесами, и группы, связанные с прашибляковыми группировками.



Ареал рода *Cousinia*.

С изменением природных условий сильно менялись и состав этих групп, и их численность. Видимо, «пракузинии» по своей природе были мезофильными растениями, они были широко представлены в группировках неогеновой растительности, возможно, входили в состав даже пойменных лесов. Все кардинальные процессы мощного орогенеза оказали свое действие на структуру этого первичного комплекса «пракузиний», сильно изменив его природу. Возможно, в это же время эволюционно обособились многие роды трибы *Cardueae*. Внутри же рода *Cousinia* наметились две тенденции, вскрыть которые удалось благодаря дополнительным данным сравнительной анатомии покровов семянки (Чернева, Шурухина, 1979), сравнительному анализу морфологии пыльцевых зерен и ультраструктуры палинодермы (Куприянова, Чернева, 1982) и анализу хромосомных чисел (Чернева, 1985). При оценке общего уровня организации рода *Cousinia* эти данные имели большой «эволюционный вес». Поскольку плод у видов рода — семянка (морфологический тип нераскрывающихся плодов), то можно предположить, что анализ структур тканей ее покровов представляет собой надежный критерий в установлении этих двух тенденций. Первая связана с заметным развитием и дифференциацией тканей семенной кожуры (спермодермы). Это, пожалуй, более древняя тенденция, отражающая мезофильность первичных условий, где эта тенденция впервые реализовалась. Она прослеживается у многих родов трибы *Cardueae*, а в роде *Cousinia* представлена у многих видов подродов *Cynaroides* и *Hypacanthodes*. Вторая тенденция связана с заметным развитием и дифференциацией тканей околоплодника (перикарпия), с усложнением их, с образованием в них специализированных структур. Она четко определена экологической ксероморфной адаптацией, или, лучше сказать, усложнение и дифференциация тканей околоплодника определены экологической ксероморфной адаптацией, а сама тенденция к развитию, усложнению и дифференциации тканей именно околоплодника явилась той основой, на которой наилучшим образом реализовались именно эти процессы, приведшие к выработке более пластичных форм, более специализированных к условиям большей ксерофильности. Эта тенденция прослеживается главным образом у видов подрода *Cousinia*. Подобные же результаты мы получили и из анализа сравнительной морфологии пыльцевых зерен и ультраструктуры палинодермы видов рода. Этот анализ позволил установить в роде 2 типа пыльцевых зерен: тип Arctiastrum — пыльцевые зерна с двучленной сложной апертурой (бороздно-поровой) и перфорированной экзиной — более древний, более примитивный тип пыльцевых зерен в роде, отражающий мезофильную природу видов, он наблюдается у видов подродов *Cynaroides* и *Hypacanthodes*; и тип Cousinia — пыльцевые зерна с трехчленной сложной апертурой (бороздно-порово-оровой) и неперфорированной экзиной — более эволюционно продвинутый тип пыльцевых зерен в роде, он отмечен только у видов подрода *Cousinia*.

Такую же закономерность можно проследить и на структурах, более подверженных адаптационным изменениям, как, например, листовая пластинка, строение листочков обертки и т. п. Однако изменения органов вегетативной сферы не подчеркивают так четко внутренних тенденций эволюции, а свидетельствуют лишь о нарастании ксероморфности структур.

Наличие в роде этих двух тенденций подтверждает предположение о дифференциации рода на ранних стадиях становления на две составляющие: группы, входящие в комплексы «прачернолесья», и группы, входящие в комплексы «прашибляка». Первые дошли до нашего времени сильно обедненными. Это остатки древних полиплоидных комплексов, имевших на территории горной Средней Азии обширное распространение (Камелин, 1973). Хромосомное число у их представителей $2n=36$. Разнообразие видов этого комплекса представлено в подродах *Cynaroides* и *Hypacanthodes*. Вторые оказались более пластичными. Они населяли с самого раннего времени открытые участки суши, и им было легче, в силу их природы, адаптироваться к резко изменяющимся условиям. Мы встречаем представителей этой группы и в пустынях, и в высокогорьях. Наибольшее разнообразие видов этого комплекса представлено в подроде *Cousinia*. Хромосомные числа у них более разнообразны. Мы наблюдаем здесь анеуплоидный ряд 2n=18, 20, 22, 24, 26.

Процесс становления и дифференциации комплекса «прашибляка», явившегося основой горной флоры Средней Азии, убедительно описан в работах Камелина (1973, 1979). В формировании естественных флор горной Средней Азии роль различных секций рода *Cousinia* Cass. чрезвычайно показательна.

Все три подрода, выделенные мною и отражающие основные направления развития, эволюционировали и развивались независимо друг от друга, параллельно друг другу, от общего предка и в настоящее время не имеют каких-либо прямых филогенетических связей между собой. В подродах *Cynaroides* и *Hypacanthodes* сохранилось больше примитивных черт, что привело в конечном итоге к их сильной обедненности к настоящему времени. Представители их более близки к анцестральному типу. На более высокой ступени эволюции находится подрод *Cousinia* — самый крупный из подродов рода. В составе его много специализированных видов, хорошо освоивших новые условия обитания и широко расселившихся по всем горным поясам Средней Азии. Наиболее резко направление ксерофильной эволюции прослеживается у представителей этого подрода. Однако низкая конкурентная способность многих видов в ценозах, узкие ареалы — все это говорит о сравнительной древности данного подрода и рода в целом.

Род *Cousinia* по числу видов занимает в подтрибе *Carduinae* первое место. Эта подтриба включает 41 род, большинство из которых монотипные или олиготипные. Только 5 родов объединяют большое число видов: *Cousinia* — 600, *Saussurea* — 300, *Cirsium* — 300, *Jurinea* — 250, *Carduus* — 95. Все роды подтрибы — многолетние или однолетние травы (редко кустарники или полукустарнички), распространены они главным образом в Северном полушарии: в Европе, Средиземноморье и в Азии, главным образом в Передней, Средней и Восточной. В Америке лишь несколько видов рода *Cirsium* можно отнести к дикорастущим. Очень немногие роды произрастают в Африке, и только один монотипный род *Hemistepta* встречается в Австралии. Ни один из ныне существующих родов подтрибы *Carduinae* не может рассматриваться как родоначальник рода *Cousinia*, все они довольно специализированы. В пределах подтрибы очень трудно выделить какие-либо родственные серии или группы родов. M. Dittrich (1977) намечает в подтрибе 4 группы родов. Род *Cousinia* в этой схеме попадает в группу, объединяющую также *Arctium*, *Tiarocarpus*, *Onopordum*, *Myopordon*; мы добавляем в эту группу еще роды *Anura*, *Lipskyella*, *Hypacanthium* и *Schmalhausenia*. Это подразделение проведено Dittrich (1977) на основе анализа морфологии семянки, главным образом на признаках верхушки семянки, площадки прикрепления к общему цветоложу и признаках хохолка. В этой группе родов, очевидно, главная роль принадлежит *Cousinia*. Видимо, от общего предка «пракузиния» пошли и роды *Arctium*, *Hypacanthium*, *Lipskyella* и *Anura*. Нам представляется, что род *Cousinia* является основным ядром подтрибы *Carduinae* и многими признаками связан с представителями более древней трибы *Mutisieae*, распространенными в основном на южных континентах, в первую очередь намечающейся асимметричностью, как бы остаточной двугубостью, венчика и морфологией пыльцевых зерен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 353 с. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 116 с. — *Куприянова Л. А.*, *Чернева О. В.* Морфология пыльцы и ультраструктуры палинодермы видов рода *Cousinia* (*Asteraceae*) в связи с систематикой рода // Бот. журн.

1982. Т. 67, № 5. С. 581—589. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Чернева О. В.* Род *Cousinia* Cass. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 108—357. — *Чернева О. В.* Критический анализ географического распространения рода *Cousinia* Cass. // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 183—191. — *Чернева О. В., Шурухина Е. А.* Анализ анатомических структур покровов семянки рода Кузиния — *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1738—1749. — *Чернева О. В.* Положение рода *Cousinia* Cass. в подтрибе *Carduinae* Dumort (*Asteraceae*) // Тез. докл. VII Делег. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983. С. 35—36. — *Чернева О. В.* Числа хромосом видов рода *Cousinia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 855—857. — *Чернева О. В.* Конспект системы рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 6. С. 870—876. — *Dittrich M. Cynareae* — systematic review. The biology and chemistry of the *Compositae*. London etc., 1977. Vol. II. P. 999—1015. — *Heywood V. H., Harborne J. B., Turner B. L.* (eds). The biology and chemistry of the *Compositae*. 1977. Vol. I. P. 689; Vol. II. P. 1189. — *Knapp H. D.* On the distribution of the genus *Cousinia* (*Compositae*) // Pl. Syst. Evol. 1987. Vol. 155. P. 15—25. — *Rechinger K. H., Cousinia* — morphology, taxonomy and phytogeographic implications // Proc. Royal Soc. Edinburgh. 1986. Vol. 89B. P. 45—58. — *Rechinger K. H. Compositae — Cynareae* I.: *Cousinia* // Flora Iranica. Graz: Akad. Druck et Verl. Anst., 1972. Vol. 90. P. 1—329. — *Rechinger K. H. Compositae — Cynareae* III. *Cousinia.* Flora Iranica. Graz: Akad. Druck et Verl. Anst., 1979. Vol. 139a. P. 108—153.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

SUMMARY

Some problems of possible trends in the evolution of the genus *Cousinia*, the main genus of the subtribe *Carduinae* of the tribe *Cardueae*, are discussed. The working hypothesis is offered, which confirms the Neogene origin of the genus and the presence of some independent lines of its evolution. The view is substantiated that none of the extant genera of the subtribe can be regarded as the ancestral for the genus. The genus developed autochtonously on the same area, where it grows now, and is connected by many features with the representatives of the more ancient tribe *Mutisieae*.

УДК 582.677.1

© 1990

М. А. Баранова

К ВОПРОСУ О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ РОДА *DUGANDIODENDRON* (*MAGNOLIACEAE*)

M. A. BARANOVA. ON THE PROBLEM OF THE GENUS *DUGANDIODENDRON* (*MAGNOLIACEAE*) VALIDITY

Обсуждается выделение нового рода *Dugandiodendron* в сем. *Magnoliaceae*. Критически рассматриваются «отличительные признаки» *Dugandiodendron*.

У всех 3 изученных видов *Dugandiodendron* обнаружен парацитный тип устьичного аппарата. Стоматографические данные поддерживают точку зрения H. P. Nooteboom, что выделение *Dugandiodendron* не является достаточно обоснованным.

В течение длительного времени общепризнанной системой классификации *Magnoliaceae* является система, разработанная J. Dandy (1927, 1964, 1974). В соответствии с этой системой семейство состоит из 12 родов — *Magnolia*, *Manglietia*, *Talauma*, *Alcimandra*, *Aromadendron*, *Pachylarnax*, *Elmerrillia*, *Michelia*, *Kmeria*, *Paramichelia*, *Tsoongiodendron* и *Liriodendron*. В 1975 г. G. Lozano-Contreras описал новый, тринадцатый род — *Dugandiodendron*, к которому отнес ряд видов, описанных ранее как *Magnolia* или *Talauma*. Как на признаки, отличающие *Dugandiodendron* от *Magnolia* и *Talauma*, Lozano указывает на положение цветка и листосложение в вегетативных почках — «префолиацию» (Lozano-Contreras, 1975). По мнению Lozano, цветок у *Dugandiodendron* так же, как у *Alcimandra*, *Elmerrillia* и *Michelia*, является псевдолатеральным в отличие от *Magnolia* и *Talauma*, для которых характерны цветки, расположенные на концах ветвей, — терминальные. Однако, как неоднократно отмечал Dandy (1927, 1964, 1974), цветки у *Alcimandra* терминальные, как и у *Magnolia* и *Talauma*, тогда как у *Michelia* и *Elmerrillia* цветки расположены в пазухах листьев — пазушные.[1] Эту точку зрения полностью разделяет Nooteboom (1985). Что же касается *Dugandiodendron*, то, основываясь на рисунках, приводимых Lozano, и коллекциях, которые были в его распоряжении (лектотипы *Magnolia ptaritepuiana* Steyermark и *M. roraimae* Steyermark), Nooteboom приходит к заключению, что цветки у *Dugandiodendron* терминальные, как у *Magnolia* и *Talauma* (Nooteboom, 1985). Различие между занимающим терминальное положение бутоном у *Dugandiodendron* и таким же бутоном у *Magnolia* и *Talauma* состоит только в том, что из терминального бутона у *Dugandiodendron* появляется одна пара прицветников и только один цветок, а у *Magnolia* и *Talauma* терминальный бутон производит короткий побег с более чем одной парой прицветников, которые морфологически являются прилистниками, часто обладающими черешком и иногда также листом (Lozano-Contreras,

---

[1] Именно принимая во внимание расположение цветка и характер роста, Dandy выделил две основные группы: группу *Michelia* с пазушными цветками и моноподиальным ростом и группу *Magnolia* с терминальными цветками и симподиальным ростом (Dandy, 1974). Позднее Law (1984), основываясь также на пазушном или терминальном положении цветка, выделил трибы *Michelieae* и *Magnolieae*.

1984). Однако, как замечает Nooteboom, «оба состояния наблюдаются как у *Talauma*, так и у *Magnolia* и не представляют отличительного признака на родовом уровне» (Nooteboom, 1985 : 79).

Другую отличительную черту *Dugandiodendron*, по мнению Lozano, составляет характер листосложения в почках (Lozano-Contreras, 1975). Он различает «прямое конволютное листосложение» — «prefoliacion erecta convoluta» и «прямое геликоконволютное листосложение» — «prefoliacion erecta helici-convoluta». Как считает Lozano, прямое геликоконволютное листосложение встречается только у *Dugandiodendron* и, вероятно, у *Elmerrillia* и сопровождается заметными продольными рубцами на листовой пластинке. Однако, как отмечает Nooteboom (1985), эти рубцы часто с трудом могут быть обнаружены или совсем не видны, что соответствует как его собственным наблюдениям, так и наблюдениям самого Lozano. Nooteboom высказывает мнение, что листосложение является конволютным или геликоконволютным в зависимости только от степени свернутости. Так, например, у *Elemerrillia* более молодые бутоны часто конволютные, в то время как более зрелые бутоны иногда становятся геликоконволютными. Фактически, по данным Nooteboom (1985), у одного из видов *Talauma* из Kinabalu, Sabah, North Borneo, который еще не описан (Carr's *Talauma*, W. Meijer, 1968 (цит. по: Nooteboom, 1985); P. Cockburn, 1980), встречаются точно такие же рубцы, описанные Meijer как две углубленные линии, напоминающие борозды, по обеим сторонам средней жилки или менее параллельные краю листа. Причиной возникновения этих линий является точно такое же листосложение, какое свойственно описанному Lozano *Dugandiodendron*. Поэтому Nooteboom (1985: 79) приходит к выводу: «*Dugandiodendron* был описан по дифференциальным признакам, которые я не наблюдал».

Кроме того, Nooteboom приводит заключение J. Praglowski (автор обработки *Magnoliaceae* в «World Pollen and Spore Flora 3», 1974) о пыльце *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *ptariteрuiana*, которая «может совершенно обоснованно рассматриваться как пыльца, принадлежащая одному из видов *Magnolia*. . .; поверхность экзины с мелкоморщинистой структурой и тектальными перфорациями. . .; оба признака очень типичны для пыльцы *Magnolia*» (Nooteboom, 1985 : 79). Принимая все во внимание, Nooteboom считает, что виды, приписываемые Lozano *Dugandiodendron*, относятся к *Magnolia* или *Talauma*.

Помимо морфологических признаков, характеризующих описываемый им род *Dugandiodendron*, Lozano (1975) приводит анатомические признаки листа. Волоски *Dugandiodendron argyrothrichum* Lozano (Lozano-Contreras, fig. 3) он относит к типу IV — Elmerrillia-типу — наиболее специализированному в сем. *Magnoliaceae*, который встречается у родов *Elmerrillia*, *Tsoongiodendron* и некоторых видов *Magnolia* из секции *Maingola* (Baranova, 1972). Основания волосков этого типа состоят из многих, в значительной степени видоизмененных клеток эпидермы.

Об устьицах *Dugandiodendron* можно судить по схематическому рисунку, представленному Lozano (Lozano-Contreras, 1975: 32, fig. 3), хотя он не дает никакой характеристики клеток, окружающих устьица, и, таким образом, никак их не классифицирует. Если исходить из приведенного схематического рисунка, изображающего устьице *D. argyrothrichum* Lozano, можно предположить, что устьица этого вида *Dugandiodendron*, наиболее вероятно, являются энциклоцитными или аномоцитными. Более точно сказать невозможно, поскольку автор изображает только клетки, непосредственно прилегающие к устьицу, и, следовательно, неясно, насколько они отличаются морфологически от остальных клеток эпидермы. Во втором издании «Анатомии двудольных» также отмечается, что Lozano представил только схематическое изображение устьиц *Dugandiodendron* (Metcalfe, 1987: 24). Как известно, устьица у большей части *Magnoliaceae*, за исключением *Liriodendron*, у которого наряду с преобладающим числом парацитных устьиц встречаются аномоцитные устьица, являются парацитными (Baranova, 1972). Таким образом, по данным Lozano (Lozano-Contreras, 1975: 32, fig. 3), *Dugandiodendron* отличается от остальных представителей *Magnoliaceae* по структуре устьичного аппарата.

Однако устьица рассмотренного мною ранее вида *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *ptaritepuiana*, как и других видов *Magnolia*, относятся к парацитному типу (Baranova, 1972: 467). Следовательно, ни по пыльце, как отметил J. Praglowski, ни по организации устьичного аппарата этот вид не отличается от других видов *Magnolia*. Кроме того, в работе, посвященной листовым структурам колумбийских видов *Magnoliaceae* (Schnetter, Lozano, 1985) и опубликованной спустя десятилетие после описания *Dugandiodendron*, Lozano и Schnetter отмечают, что устьичный комплекс у исследованных ими 12 видов *Talauma* и 9 видов *Dugandiodendron* является парацитным. И эпидермальные характеристики, по мнению этих авторов, за несколькими исключениями, не дают ценных критериев для разделения обоих родов.

С целью выяснения имеющегося противоречия в характеристике устьичного аппарата *Dugandiodendron* мною было предпринято стоматографическое исследование 3 видов *Dugandiodendron*, ранее определяемых как виды *Magnolia*: *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *chimantensis* Steyermark et Mag., *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *ptaritepuiana* Steyermark и *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *striatifolia* Little. Материал для изучения был получен из Нью-Йоркского ботанического сада благодаря любезному содействию Артура Кронквиста и Патриции Холмгрен. Им обоим я выражаю искреннюю благодарность.

Для приготовления стоматографических препаратов был использован традиционный метод мацерации. В качестве мацерирующей жидкости применялась смесь равных объемов 10%-ной хромовой и концентрированной азотной кислот. После соответствующей обработки полученные кутикулярные мембраны окрашивались сафранином. Одновременно неокрашенные кутикулярные мембраны наклеивались на столики для изучения их с помощью сканирующего электронного микроскопа.

У всех исследованных образцов обнаружен парацитный тип устьичного аппарата[2] (см. таблицу, *1*, *2*). Замыкающие клетки устьиц приподняты над побочными и в большей или меньшей степени закрывают их, так что остаются различимы лишь узкие части побочных клеток. Иногда, как у многих устьиц *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *ptaritepuiana*, замыкающие клетки полностью закрывают побочные клетки, вследствие чего создается впечатление, что устьица окружены обычными эпидермальными клетками, т. е. что устьица аномоцитные. Может быть, это объясняет то схематическое изображение устьиц, которое представил Lozano при описании им нового рода *Dugandiodendron* (Lozano-Contreras, 1975: 32, fig. 3). Однако под сканирующим микроскопом отчетливо видны незакрытые замыкающими клетками части двух побочных клеток, параллельных замыкающим клеткам, т. е. устьица явно парацитные. Кроме того, внешний устьичный выступ у всех исследованных образцов образует небольшой округлый или овальный ободок вокруг устьичной щели в средней части замыкающих клеток. Как известно, форма и толщина этого ободка, образуемого внешним устьичным выступом, характеризует роды или секции (у *Magnolia*) в сем. *Magnoliaceae* (Baranova, 1972).

Именно оба этих признака составляют стоматографическую особенность рассмотренных образцов и являются общими у них со многими американскими видами *Talauma* — *T. dodecapetala* (Lam.) Urban, *T. gloriensis* Pittier, *T. minor* Urban, *T. amazonica* Ducke, *T. ovata* St-Hil. и американскими видами *Magnolia*, относимыми Dandy к секции *Theorhodon* (Dandy, 1950), — *M. sororum*

---

[2] У *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *striatifolia* наряду с преобладающим числом парацитных устьиц изредка встречаются аномоцитные устьица.

Seibert, *M. grandiflora* L. Особенно следует отметить сходство *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *ptaritepuiana* с *M. sororum* в стоматографическом отношении, которое проявляется не только в одинаковой структуре устьичного аппарата (значительное перекрывание замыкающими клетками побочных и округлый небольшой ободок вокруг устьичной щели, образуемый внешним устьичным выступом), но и в строении эпидермы, составленной клетками неправильной формы с изогнутыми или волнистыми стенками, с разветвленной сетью жилок и многочисленными волосками, расположенными главным образом по жилкам и менее часто — в зонах без жилок. Основания волосков состоят из 2—4 клеток эпидермы.

Близкими по своим стоматографическим признакам являются также *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *striatifolia* и виды *Talauma* — *T. gloriensis* и *T. ovata*. Замыкающие клетки устьиц у этих видов в меньшей степени перекрывают побочные клетки, поэтому парацитная организация устьичного комплекса у этих видов не вызывает сомнений. Внешний устьичный выступ образует овальный утолщенный ободок вокруг устьичной щели. Сходство дополняется эпидермальными клетками с изогнутыми или волнистыми стенками с характерными четковидными утолщениями.

Как показывает приведенное сравнение изученных видов, относимых Lozano к *Dugandiodendron*, с видами *Magnolia* и *Talauma*, они не обладают стоматографическими признаками, отличающими их от *Magnolia* и *Talauma* и по своим стоматографическим характеристикам вполне могут рассматриваться как виды *Magnolia* или *Talauma*. Таким образом, стоматографические данные, как и заключение J. Praglowski о пыльце *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *ptaritepuiana*, подтверждают точку зрения Nooteboom, что выделение *Dugandiodendron* не является достаточно обоснованным.

В заключение мне хотелось бы выразить глубокую благодарность М. Э. Кирпичникову за ценные советы, полученные при подготовке к печати этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Baranova M. A. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families // Taxon. 1972. Vol. 21, N 4. P. 447—469. — *Cockburn P. Magnoliaceae* // Trees of Sabah. 1980. Vol. 2. P. 51—60. — *Dandy J. E.* The genera of *Magnolieae* // Kew Bull. 1927. N 7. P. 257—264. — *Dandy J. E.* A survey of the genus *Magnolia* together with *Manglietia* and *Michelia* // Camellias and Magnolias Conference. 1950. P. 64—81. — *Dandy J. E. Magnoliaceae* // Hutchinson J. The genera of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledones, Oxford: Clarendon Press, 1964. P. 50—57. — *Dandy J. E. Magnoliaceae* Taxonomy // Praglowski J. World Pollen and Spore Flora. 1974. Vol. 3. P. 1—5. — *Law Yuh-wu.* A preliminary study of the taxonomy of the family *Magnoliaceae* // Acta Phytotax. Sinica. 1984. Vol. 22. P. 89—109. — *Lozano-Contreras G.* Contribucion a las *Magnoliaceae* de Colombia, III // Caldasia. 1975. Vol. 11, N 53. P. 27—50. — *Lozano-Contreras G.* Consideraciones sobre ei genero *Dugandiodendron* (*Magnoliaceae*) // Taxon. 1984. Vol. 33. P. 691—696. — *Metcalfe C. R.* Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 3. 2nd ed. Oxford. 1987. 224 c. — *Nooteboom H. P.* Notes on *Magnoliaceae* with a revision of *Pachylarnax* and *Elmerrillia* and the Malesia species of *Manglietia* and *Michelia* // Blumea. 1985. Vol. 31, N 1. P. 65—121. — *Schnetter M. L.*, *Lozano G.* Contribucion al conocimiento de la especies de Magnoliaceas Colombianas // Caldasia. 1985. Vol. 14, N 67. P. 193—206.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

SUMMARY

The recognition of a new genus *Dugandiodendron* within *Magnoliaceae* is discussed. «The differential characters» of *Dugandiodendron* are considered. The paracytic stomatal type is found in all three investigated species of the genus. The stomatographical data support the opinion of Nooteboom that the species early treated by Lozano as those of the genus *Dugandiodendron* should be included either in the genus *Magnolia* or *Talauma*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.8 : 581.45 : 582.894

© 1990

В. И. Трифонова, И. Г. Зубкова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧЕРЕШКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CORNUS* s. l. (*CORNACEAE*) В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИКОЙ

V. I. TRIFONOVA, I. G. ZUBKOVA. THE COMPARATIVE-ANATOMICAL STUDY OF PETIOLE IN REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CORNUS* s. l. (*CORNACECAE*) IN RELATION TO ITS TAXONOMY

Приводятся результаты сравнительно-анатомического исследования черешка 24 видов из 9 родов, составляющих комплексный род *Cornus* L. s. l., 22 из них были изучены впервые. Проведенные исследования выявили диагностическое значение ряда анатомических признаков структуры черешка и показали возможность их применения для выяснения некоторых спорных вопросов систематики и филогении. Все исследованные нами роды по строению черешка распадаются на три группы: с проводящей системой в виде «подковы» на поперечном срезе; в виде разорванного кольца, состоящего из двух фрагментов (к «подкове» добавляется большой синтетический пучок), или в виде разорванного кольца с двумя (реже одной) парой дополнительных пучков, расположенных по бокам «подковы» в адаксиальной части черешка. В результате сравнения данных анатомического строения черешка с признаками внешней морфологии и результатами, полученными другими исследователями, сделана попытка выявления межродовых связей и выяснения путей эволюции внутри рода.

В настоящее время род *Cornus* L. s. l. насчитывает более 50 видов, распространенных в основном в умеренных областях Северного полушария. Единичные представители рода встречаются в Арктике и в горных районах тропического пояса.

Кизилы — листопадные деревья или кустарники, редко низкорослые полукустарнички почти травянистого типа, как правило, с супротивными листьями. Маленькие, 4-мерные, обоеполые цветки собраны в разного типа соцветия, часто снабженные оберткой из травянистых или крупных лепестковидных несущих листьев (брактей). Плоды — костянки (пиренарии), большей частью мясистые и яркоокрашенные, свободные или сросшиеся в шаровидное соплодие.

Большинство современных ботаников (Hutchinson, 1942, 1973; Санадзе, 1946; Hara, 1948, 1979; Пояркова, 1950а, б, 1951; Verdcourt, 1958; Ferguson, 1966, 1977; Тахтаджян, 1966, 1987; Holub, 1981) признают необходимость разделения этого сборного полиморфного рода на ряд самостоятельных родов. Однако, несмотря на такое, казалось бы, единодушие, до сих пор не решен вопрос о числе и объеме выделенных родов и внутриродовых отношениях. Наряду с этой общепринятой точкой зрения существуют и другие мнения. Так, известный американский ботаник A. Cronquist (1981) продолжает рассматривать род *Cornus* в широком смысле, признавая в нем 8 подродов или секций. Такого же мнения придерживается и другой американский исследователь — R. Eyde (1987, 1988), считающий род *Cornus* естественной группой растений, состоящей из нескольких тесно связанных между собой более мелких таксономических подразделений.

Для уточнения объема рода, оценки таксономического положения отдельных внутриродовых групп и для выяснения взаимоотношений между ними, так же как с близкими родами *Davidia* Baill., *Nyssa* L., *Camptotheca* Decne. и другими, необходимо всестороннее изучение этого рода с привлечением современных методов исследования. Одним из таких методов и является сравнительно-анатомическое изучение черешка, успешно применяемое в последнее время для решения спорных таксономических вопросов и установления возможных путей эволюции во многих таксономических подразделениях.

Материалом для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, а также живой материал, собранный авторами. Применяемая методика подробно описана ранее (Трифонова, 1977). Как гербарные образцы, так и собранные в природе были заново переопределены, и подробные описания этикеток приводятся для каждого изученного образца.

Нами были исследованы 24 вида рода *Cornus* s. l., 22 из них были исследованы впервые.

Наиболее подробно система рода *Cornus* s. l. была разработана W. Wangerin (1910), который критически пересмотрел и свел воедино все имевшиеся таксономические обработки. Он разделил род *Cornus* s. l. на 7 подродов, 2 секции и 4 подсекции. Эта система, базирующаяся на признаках внешней морфологии, и до настоящего времени не утратила своего значения. В 1946 г. К. Санадзе, практически полностью принимая эту систему, предлагает изменить ранг всех 7 подродов и считать их родами, сохраняя при этом за большинством из них названия, предложенные Wangerin (1910). Спустя 4 года А. Пояркова (1950а) выделяет секцию *Bothrocaryum* в самостоятельный род под тем же названием. Последний по счету, девятый род *Yunquania* Z. Y. Zhu был описан совсем недавно китайским ботаником Z. Zhu (1984). Основой для этого выделения послужил *Cornus oblonga* Wall. из монотипной подсекции *Oblongifoliae* Wangerin.

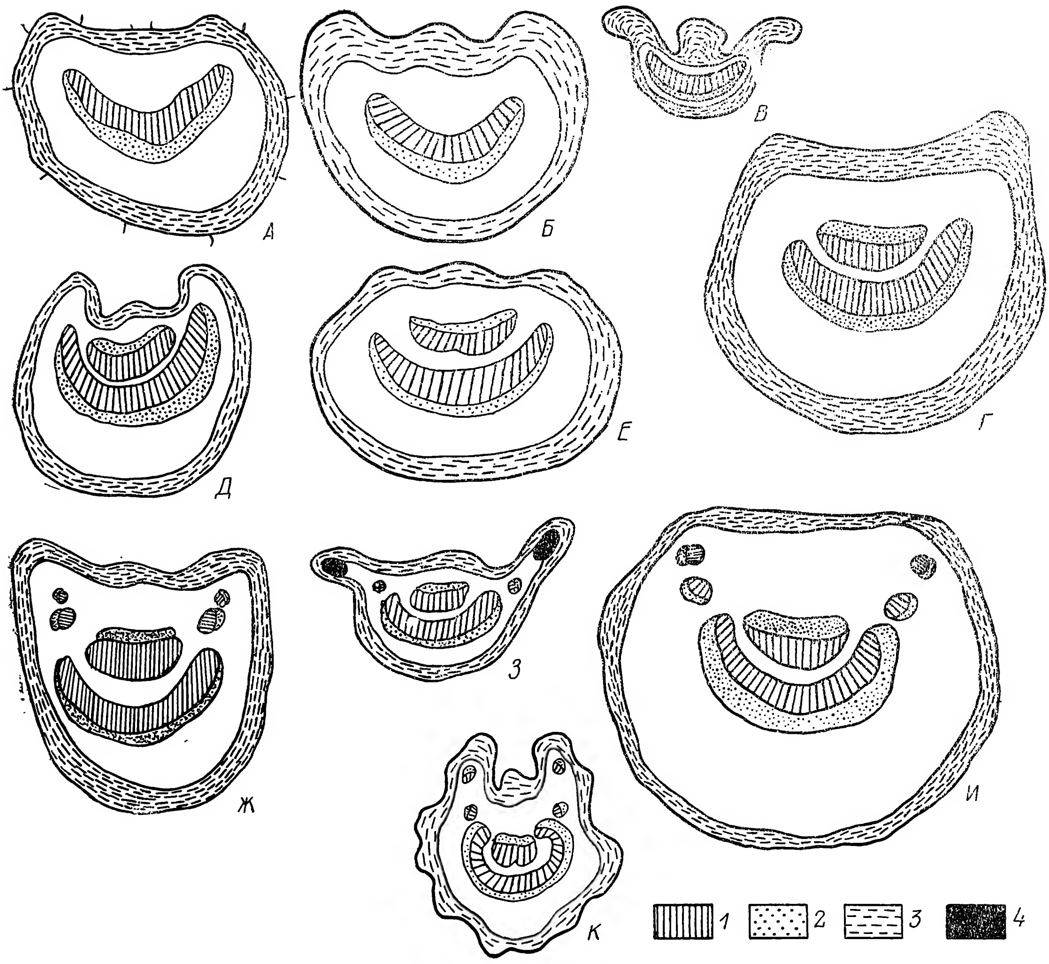
Род *Cornus* L. s. str.

Род представлен 4 видами, распространенными в Европе и Малой Азии (*C. mas* L.), Японии (*C. officinalis* Sieb. et Zucc.), Китае (*C. chinensis* Wangerin) и Калифорнии (*C. sessilis* Torr.). Настоящие кизилы — небольшие деревья или кустарники с маленькими, желтыми, 4-мерными цветками, собранными в зонтиковидные соцветия, снабженные оберткой из 4 небольших, травянистых, опадающих несущих листьев (брактей) и с ярко-красными костянками.

В 1827 г. B. Dumortier, основываясь на наличии или отсутствии брактей, разделил род *Cornus* на 2 группы, не придав им никакого таксономического ранга и ограничившись лишь обозначением «§». К первой из них — «§ 1. *Cornotypus*» — он отнес только *C. nudiflora* Dumort.=*C. mas* L. Позднее C. S. Rafinesque (1838) объединил *C. mas* с *C. suecica* L. и *C. canadensis* L. в отдельную группу (род или подрод) *Eukrania*, ранг которой остается неясным.

St. Endlicher делит линнеевский род на три группы, не придав им никакого таксономического ранга и ограничившись лишь буквенным обозначением. К группе, обозначенной «b. *Tanycrania*» он отнес деревья с «flores umbellati, involucrati flavi» (1839 : 798). В том же году E. Spach (1839) выделяет *C. mas* в отдельную секцию *Macrocarpium*, которую T. Nakai (1909) возводит в ранг рода, а Wangerin (1910) — в ранг подрода. После окончательного признания *C. mas* типом рода *Cornus* за этой маленькой специализированной группой было узаконено название *Cornus*.

Род *Cornus* s. str. был нами исследован полностью. Представители этого рода характеризуются округлыми черешками, усеченными в адаксиальной части, иногда с двумя небольшими выступами (см. рисунок, *А*). Эпидерму подстилает кольцо колленхимы толщиной до 6 рядов клеток. В коровой паренхиме, особенно в клетках, прилегающих к флоэме, часто встречаются друзы оксалата кальция. Проводящая система расположена в центре черешка и представлена



Строение черешка в роде *Cornus* s. l.

А — *Cornus sessilis*; *Б* - *Afrocrania volkensii*; *В* — *Chamaepericlymenum canadense*; *Г* — *Discocrania disciflora*; *Д* — *Bothrocaryum alternifolia*; *Е* — *Swida alba*; *Ж* — *Dendrobenthamia japonica*; *З* — *D. hongkongensis*; *И* — *Cynoxylon florida*; *К* — *Yinquania oblonga*. *1* — ксилема, *2* — флоэма, *3* — колленхима, *4* — склеренхима.

большим синтетическим пучком, имеющим форму подковы. Флоэма этого пучка ориентирована адаксиально, а ксилема, состоящая из радиально расположенных цепочек сосудов, соответственно абаксиально.

Изученные образцы. *C. mas* L.: Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград, 1987, N 38, Трифонова; *C. sessilis*: 5 miles S. of Nevada city, Harmony Ridge, 1970, N 70051. Rose; *C. chinensis*: China, prov. Hupen, 1889, N 6560, Henry; *C. officinalis*: sine loco, N 19300, Grierson.

Род *Afrocrania* (Harms) Hutch.

Монотипный род *Afrocrania* — единственный представитель кизилов, произрастающий в горных районах тропиков Восточной Африки. Афрокрании — довольно крупные деревья, достигающие высоты 18 м и более, с двудомными цветками, собранными в зонтики (женские цветки) или полузонтиковидные (мужские цветки) терминальные соцветия, снабженные четырьмя почти травянистыми брактеями. H. Harms (1898) выделяет описанный им же за три года до этого (Harms, 1895) *Cornus volkensii* в самостоятельную секцию *Afrocrania*. Позднее Wangerin (1910) возводит ее в ранг подрода, а J. Hutchinson (1942) — в ранг рода.

По строению черешка *A. volkensii* (Harms) Hutch. почти идентична предыдущему роду (см. рисунок, *Б*).

Изученный образец. Kilimandscharo, Kilema, 2000 m, 1894, Volkens.

Род *Chamaepericlymenum* Hill

К этому роду относятся три вида низкорослых полукустарничков почти травянистого типа с сидячими или почти сидячими листьями и с головчато-зонтиковидными соцветиями, окруженными оберткой из 4 (6) крупных белых лепестковидных брактей. Своеобразие внешнего облика этих растений отметил еще J. Hill, выделивший в 1756 г. *Cornus canadensis* и *C. suecica* в самостоятельный род *Chamaepericlymenum*. Endlicher (1839) выделил растения «subherbaceae, flores albi» в отдельную группу, обозначив ее «a. *Arctocrania*». Spach (1839) отнес *Cornus canadensis* и *C. suecica* в секцию *Cornion*. Harms (1898) рассматривал их в ранге секции *Arctocrania*, а Wangerin (1910) — в ранге подрода под тем же названием. В 1906 г. A. Rydberg повторно выделяет все 3 известные к тому времени вида в самостоятельный род *Cornella*, а тремя годами позже Nakai (1909) — в род *Arctocrania*.

По строению черешка все три исследованных вида оказались сходными между собой и почти идентичными двум предыдущим родам (см. рисунок, *В*). На некоторых препаратах *Chamaepericlymenum canadense* (L.) Aschers. et Graebn. над флоэмой проводящего комплекса расположены полосы склеренхимы. Для *Ch. unalasckense* (Ledeb.) Rydb., имеющего, видимо, гибридное происхождение, характерно наличие двух крупных проводящих пучков, прилегающих к центральному синтетическому пучку с адаксиальной стороны. Уточнить природу этих пучков представляется довольно трудным из-за чрезвычайно маленьких размеров черешка.

Изученные образцы. *Ch. suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.: о-в Сахалин, левый берег р. Найбуты, 1951, Моторин; *Ch. canadense*: Сучанский р-н, Сергеевка-Вангоу, в бас. р. Вангоу, 1950, Васильев; *Ch. unalaschkense*: Приморская обл., окр. Аяна, Алеутское оз., 1903, № 701, Щеголев.

Род *Discocrania* (Harms) K. Sanadze

В этот род включены два мексиканских вида: *Cornus disciflora* Moç. et Sessé ex DC. и *C. floccosa* Wangerin, отличительной особенностью которых является наличие плодоножки, расширенной в верхней части в почти округлый диск, что нашло свое отражение в названии. Дискокрании — низкие деревья или кустарники с маленькими сидячими цветками, собранными в головку и снабженными 4 травянистыми брактеями, опадающими после цветения. В 1898 г. Harms выделил эти виды в секцию *Discocrania*, Wangerin (1910) — в подрод, а Санадзе (1946) возвела ее в ранг рода.

Исследованный черешок — **Discocrania disciflora (Moç. et Sessé ex DC.) Trif. et Zubk. comb. nov.** — Cornus disciflora Moç. et Sessé ex DC. 1930, Prodr. IV : 273. — (см. рисунок, *Г*) резко отличается от предыдущих родов строением проводящей системы, состоящей из двух комплексов: подковы, такой же как у *Cornus*, *Afrocrania* и *Chamaepericlymenum*, и большого адаксиального синтетического проводящего пучка над ней. Концы пучка иногда приближаются очень близко к подкове, создавая впечатление «разорванного» кольца. Флоэма в обоих случаях располагается снаружи, над ксилемой.

Изученный образец. Mexico, steep slopes along the ridge above Pueblo Nuevo Solistahuacan, 1968, N 3920, Shilomton.

Род *Bothrocaryum* (Koehne) Pojark.

В 1838 г. Rafinesque выделил *Cornus alternifolia* L. в самостоятельный подрод *Mesomora*. Позднее E. Koehne (1896) объединяет этот вид с вновь описанным *C. controversa* Hemsl. под названием *C. macrophylla* Wall. в секцию *Bothrocaryum*. Характерной особенностью ее является очередное листорасположение (признак, не встречающийся у других кизилов) и костянка с крупной глубокой ямкой на верхнем конце, что нашло отражение в названии (от греч. bothros — яма и caryon — косточка). Большинство последующих авторов, признавая своеобразие этой группы растений, сохраняют за ней название, данное Koehne (1896), и рассматривают ее в ранге подсекции (Harms, 1898) или секции (Wangerin, 1910). В 1950 г. Пояркова возводит секцию *Bothrocaryum* в ранг рода под тем же названием. К нему она относит еще один вид — *B. longiopetalum* (Hayata) Pojark., описанный ею с о-ва Тайвань. I. Ferguson (1966) также рассматривает эту группу растений в ранге рода, однако сохраняет за ним название *Mesomora*, данное Rafinesque (1838).

Строение черешка всех трех исследованных нами видов почти идентично таковому рода *Discocrania* (см. рисунок, *Д*).

Изученные образцы. *Bothrocaryum controversum* (Hemsl. ex Prain) Pojark.: Курильская экспедиция, о-в Кунасири, 1949, Воробьев; Батумский ботанический сад, 1986, № 14107, Зубкова, Трифонова; *B. alternifolia* (L.) Pojark.: Ontario, Jork county, 1979, N 5101, Reznicek.

Род *Swida* Opiz

Swida — самый многочисленный среди кизилов род, насчитывает в настоящее время около 30 видов. Свидины — деревья или кустарники, характерной чертой которых является отсутствие брактей и своеобразное строение соцветий. Первый, кто обратил внимание на растения с «umbellae nudae», был Dumortier (1827), выделивший *Cornus sanguinea* и *C. alba* в отдельную группу «§ 2. *Thelycrania*» без указания таксономического ранга. Позднее Endlicher (1839) выделяет растения с цветками «exinvolucrati» в отдельную группу, обозначив ее «c. *Thelycrania*». В 1839 г. P. M. Opiz предлагает для *C. alba* и *C. sanguinea* родовое название *Swida*, в том же году Rafinesque (1838) объединяет большинство американских видов рода *Cornus* вместе с *C. alba* и *C. sanguinea* в подрод *Kraniopsis*. Годом позже Spach (1839) объединяет 7 видов, близких *C. sanguinea*, вместе с *C. alternifolia* в отдельную секцию под названием *Microcarpium*. Koehne в 1896 г. выделяет виды с очередными листьями и ямчатой костянкой в подсекцию *Bothrocaryum*, а виды с супротивными листьями — в подсекцию *Amblycaryum*. Последующие ботаники принимали для этой группы растений названия *Thelycrania* (Dumortier, 1827), *Swida* (Opiz, 1838), *Kraniopsis* (Rafinesque, 1838) или *Amblycaryum* (Koehne, 1896).

Черешки всех 7 исследованных нами видов (см. рисунок, *Е*) аналогичны таковым у *Discocrania* и *Bothrocaryum*.

Изученные образцы. *Swida alba* (L.) Opiz: о-в Сахалин, Смирнаховский р-н, с. Адо-Тымово, 1966, Черняева; Монгольская Народная Республика, Восточный аймак, р. Нутрешин-гол, 1976, sine coll.; *Sw. meyeri* (Pojark.) Soják: Сев. Персия, Астрабадская пров., 1914, sine coll; *Sw. brachypoda* (C. A. Mey.) Soják : Plantae coreanae, Hallaison; 1971, N 1669, Faurie; *Sw. australis* (C. A. Mey.) Pojark.: Кавказ, Терская обл., в лесах близ Алагира, 1901, № 972, Маркович; *Sw. iberica* (Woronow) Pojark.: Закавказье, бас. р. Аракс, долина Мегри-чай, 1966, sine coll.; *Sw. koenigii* (Schneid.) Pojark. ex Grossh.: Тифлисская губ., Ахалцихский уезд, бас. р. Коблиан-чай, 1914, Кикодзе; *Sw. sanguinea* (L.) Opiz: Ботанический сад БИН АН СССР, 1987, Трифонова.

Род *Dendrobenthamia* Hutch.

К этому роду относятся восточно-азиатские растения с сидячими цветками, собранными в головчатые соцветия, окруженные крупными лепестковидными бractеями. Характерной особенностью их является наличие шаровидных соплодий, образовавшихся в результате срастания наружных покровов отдельных завязей. Первым, кто обратил внимание на своеобразие плодов этих растений, был J. Lindley (1833), выделивший *Cornus capitata* Wall. ex Roxb. с плодами, напоминающими плоды *Morus* L., в самостоятельный род *Benthamia*. Позднее Harms (1898) низводит его до ранга подсекции, в которую включает еще и *Cornus kousa* Buerg. и *C. hongkongensis* Hemsl., а Wangerin (1910) те же три вида возводит в ранг подрода. Nakai (1909) объединяет в род *Benthamia* s. l. три секции: *Eubenthamia* Nakai (*Benthamia* Lindl.), *Benthamidia* Spach и *Discocrania* Harms. В 1942 г. Hutchinson, признавая этот род в понимании Lindley (1833), дает ему название *Dendrobenthamia*. Ему пришлось отказаться от названия *Benthamia*, данного Lindley (1833), так как оно было ранее использовано A. Richard (1828) для одного из родов *Orchidaceae* и самим Lindley (1830) для одного из родов *Boraginaceae*. Строение черешка (см. рисунок, *Ж*) у исследованных нами 3 видов данного рода оказалось сходным с таковым, приводимым L. Petit (1887) для *Cornus capitata* Wall. ex Roxb., и в общих чертах напоминает черешок *Swida*. Отличительным признаком является наличие двух пар мелких дополнительных пучков, расположенных по бокам «подковы» в адаксиальной части черешка. Наряду с типичной структурой встречаются черешки, в которых верхняя наружная пара дополнительных проводящих пучков заменена на склеренхимные тяжи (см. рисунок, *З*).

Изученные образцы. *Dendrobenthamia capitata* (Wall. ex Roxb.) Hutch. Батумский ботанический сад, 1986, № 11959, Зубкова, Трифонова; *D. japonica* (Sieb. et Zucc.) Hutch.: Батумский ботанический сад, 1986, № 21632, Трифонова, Зубкова; *D. hongkongensis* (Hemsl.) Hutch.: Indo-China expedition, 1940, N 29942, W. T. Tsang.

Род *Cynoxylon* Rafin.

В 1838 г. Rafinesque выделяет североамериканский вид *Cornus florida* L. в самостоятельный род *Cynoxylon*. Годом позже Spach (1839) повторно выделяет этот вид в ранг рода, однако уже под названием *Benthamidia*. Harms (1898) выделяет *Cornus florida* и викарирующий вид *C. nuttallii* Audub. в отдельную секцию *Benthamidia*, а Wangerin (1910) — в ранг подрода под тем же названием. В настоящее время к роду *Cynoxylon* относится кроме двух уже упомянутых видов еще один вид — *Cynoxylon grandis* (Schlecht. et Cham.) Pojark. Род *Cynoxylon* чрезвычайно близок к роду *Dendrobenthamia* и отличается от него лишь по строению плодов.

Изученный нами черешок *C. florida* (см. рисунок, *И*) оказался совершенно идентичным черешку *C. nuttallii*, исследованному Petit (1887), и изученным нами видам рода *Dendrobenthamia*.

Изученный образец. *Cynoxylon florida* (L.) Rafin. ex Jacks.: Батумский ботанический сад, № 23547, 1986, Зубкова, Трифонова.

Род *Yinquania* Z. Y. Zhu

В 1984 г. Zhu выделил *C. oblonga* Wall., относимый Wangerin (1910) в монотипную подсекцию *Oblongifoliae* подрода *Swida* (под названием *Thelycrania*) и отличающийся формой рыльца и плода от всех остальных видов этого подрода, в самостоятельный род *Yinquania*.

Он включил в него также только что описанный им вид *Y. muchuanensis*. Черешок исследованного нами *Y. oblonga* (Wall.) Z. Y. Zhu оказался в основных чертах идентичен черешку родов *Cynoxylon* и *Dendrobenthamia* (см. рисунок, *К*).

Изученный образец. *Yinquania oblonga*, Herb. Tischler, N 186, sine loco et coll.

Как показали наши исследования, все роды по структуре черешка распадаются на три основные группы.

I группа — проводящая система в виде «подковы» (см. рисунок, *А—В* — *Cornus*, *Afrocrania*, *Chamaepericlymenum*).

II группа — проводящая система состоит из двух фрагментов: к «подкове» добавляется большой синтетический пучок, создавая впечатление «разорванного» кольца (см. рисунок, *Г—Е* — *Discocrania*, *Bothrocaryum* и *Swida*).

III группа — к проводящей системе второго типа добавляются еще две (реже одна) пары мелких дополнительных пучков, расположенных по бокам «подковы» в адаксиальной части черешка (см. рисунок, *Ж—К* — *Cynoxylon*, *Dendrobenthamia*, *Yinquania*).

Все три группы являются монолитными: в пределах их отдельные виды и даже роды различаются незначительно. Решение вопроса о том, какой тип считать эволюционно продвинутым, а какой — примитивным, достаточно трудно как само по себе, так и от того, что роды, входящие в *Cornus* s. lat., обладают сложным комплексом гетеробатмических признаков. В этом запутанном роде все непросто, и среди ученых не существует однозначной эволюционной оценки важнейших морфологических признаков. Так, Hutchinson (1942) считает отсутствие несущих листьев (брактей) примитивным признаком, полагая, что они могли возникнуть в результате модификации и сближения, за счет укорачивания междоузлий, верхних пар листьев. Это мнение поддерживается тем фактом, что число брактей всегда четное (4, 6 или 8) и соответствует 2, 3 и 4 парам супротивных листьев. По Hutchinson, наиболее примитивный род — *Swida* (у автора под названием *Cornus*) со щитковидным соцветием, лишенным брактей. Выше на эволюционной лестнице располагаются *Cornus* (у автора — *Macrocarpium*), *Afrocrania* и *Chamaepericlymenun* с соцветиями более продвинутого типа и с 4 (или более) травянистыми или лепестковидными брактеями. Завершают эволюцию роды с сидячими цветками, собранными в головчатые соцветия и, как правило, с крупными, лепестковидными брактеями: *Cynoxylon* (включая *Discocrania* и *Dendrobenthamia*). В свою очередь H. Rickett (1950) считает отсутствие брактей вторичным признаком и довольно обоснованно замечает, что строение соцветий (из-за существования переходных форм) вряд ли является ценным признаком. Основываясь на форме и цвете костянки, он высказывает предположение о том, что исходный *Cornus* мог быть похожим на *Afrocrania* (у автора — *Thelycrania volkensii*) и *Yinquania* (у автора — *Cornus oblonga*).

Таким образом, одни исследователи (Wilkinson, 1944; Rickett, 1950; Bate-Smith et al., 1975) считают, что роды с брактеями и головчатыми соцветиями (*Dendrobenthamia*, *Cynoxylon*) являются более примитивными, чем роды *Swida* и *Bothrocarium* без брактей и со щитковидными соцветиями. Другие исследователи (Hutchinson, 1942; Adams, 1949; Rodrigues, 1977) придерживаются диаметрально противоположного мнения.

Неадекватна оценка и палинологических признаков. Так, Е. Ерамян (1967а, б, 1971) в результате анализа строения оболочки пыльцевых зерен выделяет 5 основных типов: *Cornus*, *Afrocrania*, *Chamaepericlymenum*, *Cynoxylon* s. l., *Bothrocaryum* (к последнему отнесен и род *Swida* под названием *Thelycrania*). Самым примитивным по ряду палинологических признаков автор считает тип *Cynoxylon* с 3-бороздно-поровой оболочкой микроспор и с плотно прилегающими к бороздам паракольпами, лишь несколько более короткими, чем борозды. К нему близок тип *Cornus*. В свою очередь *Afrocrania* отличается от *Cornus*, также как от всех кизиловых, только одним, но четко выраженным признаком:

наличием шиповатой скульптуры экзины. На более высокой эволюционной ступени (уровне) находится *Chamaepericlymenum* с окаймленными порами и короткими паракольпами. Далее следует *Bothrocaryum* с неясно выраженными паракольпами, далеко отстоящими от борозды. Ferguson (1977), отмечая сходство пыльцы *Cornus* s. lat. и *Afrocrania*, также указывает на присутствие длинных супратектальных шипиков у *Afrocrania* и на этом основании поддерживает выделение ее в отдельный род, предложенное Hutchinson (1942). Что касается остальных кизилов, то на основании проведенных им исследований он приходит к выводу об однотипности их пыльцы. Внутри рода *Cornus* s. l. Ferguson выделяет 2 подтипа, различающихся в основном размерами и в меньшей степени формой. Эти различия он связывает с типом соцветия и наличием или отсутствием брактей. Так, роды с головчатыми соцветиями, снабженные брактеями — *Cornus*, *Chamaepericlymenum*, *Discocrania*, *Cynoxylon*, *Dendrobenthamia* (под названием *Benthamia*) и *Yinquania* (под названием *Cornus oblonga*), отличаются более или менее сфероидальной пыльцой небольших размеров, в то время как роды *Swida* (под названием *Kraniopsis*) и *Bothrocarium* (под названием *Mesomora*) со щитовидными соцветиями без брактей характеризуются более крупными эллипсоидальными пыльцевыми зернами. В этой работе впервые показано отличие *Cornus oblonga* от *Swida* (под названием *Kraniopsis*), в который его до работы Zhy (1984) относили все ботаники без исключения.

В своей фундаментальной работе Eyde (1988), признавая *Cornus* s. l. естественной группой, выделяет две основные линии развития рода: линию красноплодных кизилов с соцветиями, снабженными брактеями, и линию сине- и белоплодных кизилов без брактей или с рудиментарными брактеями. Большинство кизилов относится к красноплодной линии, только три рода — *Swida*, *Bothrocaryum* и *Yinquania* — к синеплодной. Предложенное Eyde деление подтверждается результатами эмбриологических, серологических и (в большей степени) палинологических исследований. Наиболее примитивными он считает представителей синеплодной линии, в частности *Y. oblonga* с 3- и даже 4-гнездной завязью (в отличие от всех остальных, имеющих 2-гнездную завязь). Критически пересмотрев все известные к настоящему времени исследования рода *Cornus*, в том числе и данные палеоботанических изысканий, автор приходит к выводу, что исходный кизил был небольшим деревом с разветвленными соцветиями, снабженными брактеями, и с синими плодами и характеризовался наличием ириноидных гликозидов и 11 парами хромосом.

Если мы примем точку зрения Eyde (1988), а она кажется наиболее достоверной, и будем рассматривать эволюцию проводящей системы отдельно в каждой из линий, то становится ясным определенный параллелизм в их развитии, так же как несомненная примитивность синеплодной линии. Как известно, наиболее примитивным типом проводящей системы черешка у листьев древесных покрытосеменных считается монолитная кольцевая система. В нашем случае ему соответствует проводящая система в виде «разорванного» кольца, характерная для всех родов синеплодной линии и ряда родов красноплодной линии. Дальнейшая специализация привела к потере одного из фрагментов кольца и к возникновению проводящей системы в виде «подковы». Такая проводящая система характерна для представителей 3 родов красноплодной линии: *Cornus*, *Chamaepericlymenum* и *Afrocrania*. Наиболее близкие по ряду морфологических, кариологических и серологических признаков к роду *Cornus* s. l. представители сем. *Nyssaceae* и, в частности, род *Nyssa* характеризуются проводящей системой, в общих чертах напоминающей проводящую систему 2-го типа: в виде «разорванного» кольца, однако с тенденцией к образованию дискретной проводящей системы, состоящей из отдельных проводящих пучков. У второго представителя этого семейства (род *Camptotheca*) проводящая система в виде сплошного кольца флоэмы и дискретной ксилемы наиболее близка к вероятному предковому типу. Что касается рода *Davidia*, при всей своей несомненной примитивности обладающего рядом весьма продвинутых признаков, то по строению проводящей системы в виде подковы он явно тяготеет к родам *Cornus*, *Afrocrania* и *Chamaepericlymenum*. Подобного типа проводящая система и у *Helwingia japonica* и *Griselinia littoralis*.

Род *Cornus* s. l. несомненно еще ждет своего монографа, который, обобщив и проанализировав весь накопленный материал, смог бы разобраться как во внутриродовой систематике, так и в межродовых связях этого сложного рода. Объем сем. *Cornaceae* и его связи с другими семействами также до сих пор не определены и составляют интереснейшую задачу для будущих исследователей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ерамян Е. Н. Палинологическая гетерогенность рода *Cornus* в связи с его таксономией // Биол. журн. Арм. 1967а. Т. 20, № 7. С. 78—85. — *Ерамян Е. Н.* Типы оболочки микроспор представителей порядка *Cornales* и их генетические связи // Бот. журн. 1967б. Т. 52, № 9. С. 1287—1294. — *Ерамян Е. Н.* Палинологические данные к систематике и филогении *Cornaceae* Dumort. и родственных семейств // Куприянова Л. А., Яковлев М. С. Морфология пыльцы *Cucurbitaceae*, *Thymeliaceae*, *Cornaceae*. Л.: Наука, 1971. С. 235—273. — *Пояркова А. И.* К вопросу о систематических отношениях внутри линнеевского рода *Cornus* L. // Ботан. материалы Гербария БИН АН СССР. 1950а. Т. 12. С. 164—180. — *Пояркова А. И.* Секция *Benthamia* (Lindl.) Nakai рода *Cynoxylon* Raf. и ее виды // Там же. 1950б. Т. 12. С. 181—195. — *Пояркова А. И. Cornaceae* Link. // Флора СССР. М.; Л.; Изд-во АН СССР. 1951. Т. 17. С. 315—347. — *Санадзе К.* Кизил и глог Грузии // Тр. Тбил. гос. ун-та. 1946. Т. 29а. С. 33—47. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Трифонова В. И.* Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 6. С. 866—876. — *Adams J. E.* Studies in the comparative anatomy of the *Cornaceae* // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1949. Vol. 65, N 2. P. 218—244. — *Bate-Smith E. G.*, *Ferguson I. K.*, *Hutson K. et al.* Phytochemical interrelationship in the *Cornaceae* // Biochem. Syst. Ecol. 1975. Vol. 3. P. 79—89. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants // Columbia. New York: University Press, 1981. 1262 p. — *Dumortier B. Cornus* // Flora Belgica. 1827. P. 83. — *Endlicher St. Corneae* // Genera plantarum. 1839. 4 ed. N 3. Pt. 10. P. 798. — *Eyde R. H.* The case for keeping *Cornus* in the broad Linnaean sense // Syst. Bot. 1987. Vol. 12, N 4. P. 505—518. — *Eyde R. H.* Comprehending *Cornus*: puzzle and progress in the systematics Dogwoods // Bot. Rev. 1988. Vol. 54, N 3. P. 233—351. — *Ferguson I.* Notes on the nomenclature of *Cornus* // J. Arn. Arb. 1966. Vol. 47, N 2. P. 100—105. — *Ferguson I. Cornaceae* // World pollen and spore flora. 6. Stockholm: Aenquist at Wiksell, 1977. P. 1—34. — *Hara H.* The nomenclature of the flowering dogwood and its allies // J. Arn. Arbor. 1948. Vol. 29, N 1. P. 111—115. — *Hara H. Cornaceae* // Hara H., Williams L. H. J. An enumeration of the flowering plants of Nepal. London, 1979. Vol. 2. P. 193—194. — *Harms H. Cornaceae* // Engler A. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Narhbargebiete. Berlin, 1895. Tl C. P. 301. — *Harms H. Cornoidea* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1898. Tl 3, Abt. 8. P. 265—267. — *Hill J. Chamaepericlymenum*. The British Herbal. London, 1756. P. 331. — *Holub J.* Poznatky k slovenskym zactupcum radu *Cornales* // Zpr. Ces. Bot. Spolech Cesk. Akad. Ved. 1981. Vol. 16. P. 8—111. — *Hutchinson J.* Neglected generic characters in the family *Cornaceae* // Ann. Bot. 1942. N. s. Vol. 6. P. 83—93. — *Hutchinson J. Cornaceae* // The families of flowering plants. Oxford: Clarendon Press, 1973. 3 ed. P. 213—216. — *Koehne E.* Über einige Cornus-Arten besonders *C. macrophylla* und *C. coronostylis* n. sp. // Gartenfl. 1896. Vol. 45. P. 284—288. — *Lindley J. Benthamia* // Nat. Syst. Bot. 1830. 1 ed. P. 241. — *Lindley St. Benthamidia* // Edwards' Bot. Reg. 1833. N. s. Vol. VI. Tabl. 1579. — *Nakai T. Cornaceae* // Jap. Bot. Mag. 1909. Vol. 2, 3. P. 23—45. — *Nakai T. Cornaceae* // Flora sylvatica Koreana. 1927. Pars. 16. P. 63—65. — *Opiz P. M. Swida* // Berchtold F., Opiz P. M. Oekon.-tech. Flora Böhems. 1838. Bd 2, Ap. 1. P. 174. — *Petit L.* La petiole des Dicotyledons au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxonomie // Mem. Soc. Sci. Phys. Nat. 1887. T. 3, Ser. 3. P. 253—404. — *Rafinesque C. S. Cornus* // Alsographia Americana. 1838. P. 58—59. — *Richard A.* Monographie des Orchidees des îles de France et de Bourbon. Paris, 1828. P. 44. — *Rickett H. W. Cornus* in Mexico with notes on the evolution of the genus // An. Inst. Biol. 1950. Vol. 21, N 1. P. 83—94. — *Rodrigues P. L.* The relationships of the *Umbellales* // The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. London; New York: Academic Press, 1977. P. 63—91. — *Rydberg A.* Studies on the Rocky Mountain flora // Bull. Torrey Bot. Club. 1906. Vol. 33, N 1. P. 147. — *Spach E. Cornaceae* // Histoire naturelle des vegetaux. Paris Libraire encyclopedique de Roret. 1839. T. 8. P. 86—110. — *Verdcourt B. Cornaceae* // Flora tropical east Asia. 1958. P. 1—3. — *Wange-*

rin W. *Cornaceae* // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1910. Hf 41, Ser. 4. P. 43—92. — *Wilkinson A. M.* Floral anatomy of some species *Cornus* // Bull. Torrey Bot. Club. 1944. Vol. 71. P. 276—301. — *Zhu Z. Y. Yinquania* Z. Y. Zhu — a new genus of *Cornaceae* from China // Bull. Bot. Res. Harbin. 1984. Vol. 4. P. 121—128.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

УДК 582.572.225 (479)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

Г. Л. Кудряшова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О КАВКАЗСКИХ ВИДАХ РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

G. L. KUDRYASCHOVA. CARYOSYSTEMATIC NOTES ON THE CAUCASIAN SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

Сообщается о результатах кариосистематического исследования двух широко распространенных кавказских луков — *Allium rotundum* и *A. albidum*. Изучена изменчивость морфологических признаков, уточнена номенклатура.

Продолжая кариосистематическое исследование луков Кавказа, мы имели возможность изучить *Allium rotundum* L. и *A. albidum* Fisch. ex Bieb. на большом материале и уточнить представление об этих видах. Для кариологического исследования была использована методика, описанная в предыдущих работах (Кудряшова, 1988).

Приношу искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории Гербарий Ботанического института АН СССР, собравшим в последние годы большой материал по лукам на Кавказе, особенно Т. Н. Поповой и Ю. Л. Меницкому. Очень благодарна С. К. Черепанову за помощь в номенклатурных вопросах.

A. rotundum L. 1762 Sp. Pl. ed. 2 : 423.

Типичными образцами *A. rotundum* считаются растения с листочками околоцветника около 5 мм дл., наружные из которых пурпуровые, внутренние более светлые с почти белыми краями. Некоторые авторы при этом отмечают большую изменчивость *A. rotundum*, не указывая границ этой изменчивости. Изучение *A. rotundum* по всему ареалу в гербарии, особенно с Кавказа, позволило определить диапазон изменчивости этого вида и в связи с этим отношения его с рядом близких видов.

Наиболее изменчивый признак *A. rotundum* — окраска листочков околоцветника, варьирующая от розовой до темно-пурпурной или почти фиолетовой: обычны экземпляры, у которых внутренние листочки околоцветника более светлые, беловатые при основании и по краям («пестрые»). Не редкость гербарные листы, на которых представлены растения с разной окраской околоцветника — темно-пурпурной, розовой и пестрой, например: «Азербайджанская ССР, Апшеронский р-он, окр. сел. Алты-Агач, 1400 м над ур. м., на ячменном поле. 13 VII 1986 г. Ю. Л. Меницкий». Форма листочков околоцветника варьирует от почти яйцевидной с притупленной верхушкой до линейно-продолговатой с более или менее заостренной верхушкой, размеры — от 3 до 6.5 мм дл. и от 2 до 2.5 (3) мм шир. Длина цветоножек варьирует от 0.5 до 2 см дл., размеры зонтиков — от (1) 1.5 до 6 (6.5) см в диам. Как правило, размеры зонтика положительно коррелируют с размерами всего растения (25—110 см выс.). Маленькие экземпляры обычно имеют маленькие компактные зонтики. Луковичные чешуи бурые, красно-бурые, темно-бурые; наружные — наверху, где переходят на стебель, раскалывающиеся, сетчато-волокнистые. Иногда сохраняется нежная сетчато-волокнистая оболочка и на луковице, чаще же она обрывается и остаются части ее только наверху, а луковица покрыта почти гладкими оболочками со слабо выступающими жилками.

Для Кавказа приводится ряд близких к *A. rotundum* видов, которые, согласно описавшим их авторам, должны отличаться следующими признаками от *A. rotundum*.

A. waldsteinii G. Don. fil. (описан из Венгрии) — листочки околоцветника сплошь пурпуровые.

A. jajlae Vved. (описан из Крыма) — цветоножки короткие, соцветие очень густое, шаровидно-яйцевидное, цветки чаще ярко-розовые.

A. cilicicum Boiss. (описан из Малой Азии) — околоцветник темно-пурпуровый, без точек.

A. gracilescens Somm. et Levier (описан из Аджарии) — листочки околоцветника бледно-розовые, широкояйцевидные; наружные влагалища луковиц, особенно в верхней части, сетчато-волокнистые, бахромчато-разорванные.

Анализ изменчивости морфологических признаков *A. rotundum* показывает, что перечисленные виды не могут быть признаны в качестве самостоятельных и являются только его разновидностями.

Материал для кариологического исследования *A. rotundum* собран нами в Ставропольском крае: г. Пятигорск, склоны горы Машук, 23 VII 1985 г.

Результаты исследования следующие.

3. 2n=16 (см. рисунок, *а*). Диплоидный набор этого вида состоит из 6 пар метацентрических хромосом, длина которых от 12 до 9.2 мкм с I^c=47—46 %, и двух пар хромосом (IV и V) с более резко выраженной асимметрией, у которых I^c=42.7 %. Эти же две пары являются спутничными. Величина хромосом IV и VI пары — 10 мкм, различаются они величиной спутников: у одной пары спутник 2.1 мкм, у другой — 2.9 мкм.

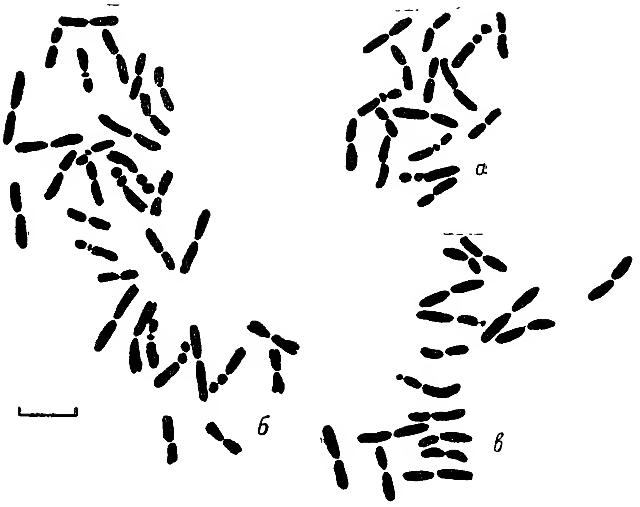
2. В этой же популяции были обнаружены экземпляры с 2n=4x=32 (см. рисунок, *б*). Тетраплоидный набор состоит из хромосом, которые можно разделить на группы гомологов, соответствующих предыдущему диплоидному набору. Присутствуют соответственно 4 спутничные хромосомы, из чего можно сделать вывод, что тетраплоидный набор является автополиплоидным.

Сравнение кариотипа *A. rotundum* из окр. Пятигорска с кариотипом его из Крыма (Вахтина, Кудряшова, 1978) показывает, что они не отличаются по морфологии хромосом: те же 6 пар мета- и субметацентрических хромосом у диплоидной формы и, что особенно важно, аналогичные две пары спутничных хромосом — также IV и VI пары. Сходны по морфологии хромосом и тетраплоидные формы.

Кариологически *A. rotundum* исследовался многими авторами из различных районов его большого ареала (последние работы — Чешмеджиев, 1979; Погосян, 1983). Результаты этих исследований показали, что вид представлен как диплоидными, так и полиплоидными формами с 2n=16, 32, 40, 48. Очевидно, это является одной из причин его фенотипического многообразия.

A. albidum Fisch. ex Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 260. — *A. albidum* subsp. *caucasicum* (Regel) Stearn, 1978, Ann. Musei Goulandris, 4 : 126. — *A. angulosum* var. *caucasicum* Regel, 1875, All. Monogr. : 145.

Ф. Фишер (Fischer, 1812) привел в «Списке растений, выращенных в Ботаническом саду в Горенках» название *A. albidum* без указания автора, диагноза вида и его происхождения. Описание *A. albidum* было дано позднее Биберштейном (Bieberstein, 1819), затем Бессером (Besser, 1822), который, кроме того, отметил, что *A. albidum* получен Фишером с Кавказа. Биберштейн приводил



Метафазные пластинки из меристемы корней видов рода *Allium*.

а — *A. rotundum*, 2n=16; *б* — *A. rotundum*, 2n=32; *в* — ***A.** albidum*, 2n=16. Масштабная линейка — 10 мкм.

этот вид для Кавказа впервые в 1808 г. под названием *A. angulosum* L., а в 1819 г. принимает для него название *A. albidum*, ссылаясь на «Catal. hort. Gorenk. a. 1812», составленный Фишером (Fischer, 1812), и работу Бессера (Besser, 1816), где приводится только название вида, дает диагноз *A. albidum*, указывая в качестве ареала южные районы России. В Ботаническом институте АН СССР есть также гербарный образец с этикеткой Биберштейна: «*A. angulosum* varietas albidum. Ex Caucaso».

По непонятным причинам Биберштейн, законный автор вида *A. albidum*, не упоминался в литературе до 1978 г. Как автор вида приводился Бессер, давший описание вида в 1822 г. Там же Бессер описал новый вид для южной России — *A. flavescens* Bess., близкий к *A. albidum*.

В 1978 г. W. T. Stearn восстановил авторство Биберштейна на основании данного им описания во «Flora Taurico-Caucasica» в 1819 г., принимая *A. albidum* для Кавказа и Южной России, т. е. включая в него *A. flavescens* (в качестве подвида). Однако, основываясь только на сводке Биберштейна 1819 г., где *A. albidum* приводится для Южной России, а о Кавказе не упоминается (хотя как синоним приводится *A. angulosum* со ссылкой на 1-й том 1808 г.), Stearn основным подвидом «albidum» делает *A. flavescens*, а для кавказского подвида использует эпитет «caucasicum» из монографии Регеля (Regel, 1875). Как уже сказано, Биберштейн (Bieberstein, 1808) приводил *A. albidum* под названием *A. angulosum* для Кавказа и, следовательно, эпитет «albidum» может быть использован только для кавказских растений независимо от ранга, в котором они принимаются.

Для кариологического исследования *A. albidum* мы располагали материалом из одного пункта: Ставропольский край, г. Пятигорск, гора Машук, 23 VII 1985 г. Результаты исследования: 2n=16 (см. рисунок, *в*). Диплоидный набор этого вида состоит из 7 пар метацентрических хромосом длиной от 14.6 мкм до 10 мкм с I^c=48—46 % и одной пары хромосом (IV) с более резко выраженной асимметрией I^c=41 %. Эта пара хромосом (величина ее 12.1 мкм) является спутничной. Спутник точечного типа, на коротком плече хромосомы.

Хромосомное число для *A. albidum* из различных пунктов ареала сообщалось различными авторами всегда 2n=16 (Магулаев, 1976; Погосян, 1983). 2n=14 ошибочно приводится Погосяном (1983) со ссылкой на Магулаева (1976), определившего якобы такое число у *A. albidum* из трех пунктов Кабардино-Балкарии. В действительности в работе Магулаева сообщается об определении хромосомного числа для *A. albidum* только из одного географического пункта Кабардино-Балкарии, и число это 2n=16. Дело в том, что число 2n=14 у луков Евразии встречается очень редко, и, если бы у *A. albidum* оно было обнаружено, это потребовало бы дополнительных исследований.

Изучен кариологически и ближайший к *A. albidum* вид *A. flavescens* (Вахтина, Кудряшова, 1973). Для него также установлено 2n=16, хромосомы по морфологии сходны с хромосомами *A. albidum* (относительные размеры хромосом, наличие аналогичных спутничных хромосом).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л. Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* L. в Казахстане // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 4. С. 539—547. — *Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л.* Цитотаксономические заметки о некоторых крымских видах рода *Allium* L. (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 5. С. 759—763. — *Кудряшова Г. Л.* Цитотаксономическое исследование *Allium saxatile* (*Alliaceae*) и близких к нему видов на Кавказе и в европейской части СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 5. С. 665—669. — *Магулаев А. Ю.* Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа. II // Флора Северного Кавказа. Сб. 2. Ставрополь: Изд-во Ставроп. пед. ин-та, 1976. 107 с. — *Погосян А. И.* Хромосомные числа некоторых видов рода *Allium* (*Alliaceae*), распространенных на территории Армении и Ирана // Бот. журн. 1983. Т. 68, N 5. С. 652—660. — *Чешмеджиев И. В.* Кариологично изследоване на *A. rotundum* L. // Висш. селскост. инст. «В. Коларов» Научни трудове. 1979. Т. 24, кн. 1. С. 165—168. — *Besser W. S.* Catalogus plantarum in horto botanico Gymnasii volhynensis Cremeneci cultarum. Cremeneci. 1816. 16 p. — *Besser W. S.* Enumeratio plantarum Volhyniae, Podoliae Gub. Kiiov et Bessarabiae cis-Tyraicae etc. Vilnae, Typis Josephi Zawadzki Universitatis typographi. 1822. 111 p. — *Bieberstein M.* Flora Taurico-Caucasica. T. 1. Charkoviae, 1808. 428 p. — *Bieberstein M.* Flora Taurico-Caucasica. Tomus Supplementum. Charkoviae Typus academicis A. 1819. 654 p. — *Fischer F.* Catalogue du Jardin des plantes a Gorenki. 1812. 76 p. — *Stearn W. T.* European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration // An. Musei Goulandris. 1978. N 4. P. 83—198.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

УДК 581.331.2 : 582.949.1

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

А. Е. Пожидаев

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ТРЕХ- И ШЕСТИБОРОЗДНЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН В СЕМЕЙСТВЕ *LAMIACEAE*

A. E. POZHIDAEV. ON THE PROBLEM OF THE ORIGIN OF THREE- AND SIX-COLPATE POLLEN GRAINS IN THE FAMILY *LAMIACEAE*

Предположение о том, что происхождение у яснотковых 6-бороздных пыльцевых зерен из 3-бороздных связано с переходом от 2- к 3-клеточному мужскому гаметофиту (Борзова, 1960), не находит подтверждения, так как обнаруженные И. А. Борзовой в подсем. *Prostantheroideae* (для которого была известна только 3-бороздная 2-клеточная пыльца) 6-бороздные пыльцевые зерна, как показали более подробные исследования (Cantino, Sanders, 1986), являются 2-клеточными. Наши исследования морфологии пыльцы яснотковых показали, что признак чередования ширины мезокольпиумов, характерный для 6-бороздных 2-клеточных пыльцевых зерен, описанных Борзовой, встречается и у 6-бороздной 3-клеточной пыльцы. Следовательно, можно говорить о независимом возникновении одинаковых форм 6-бороздных пыльцевых зерен в систематических группах яснотковых с 2- и 3-клеточной пыльцой.

Сем. *Lamiaceae* — одно из семейств цветковых растений, для разработки системы которого существенное значение имело изучение палиноморфологических признаков. Для яснотковых описаны два основных типа пыльцевых зерен: 3- и 6-бороздные. Было показано (Leitner, 1942) существование зависимости между числом клеток в зрелом пыльцевом зерне и числом его борозд. По данным P. Cantino и R. Sanders (1986), в 95 % случаев 3-бороздные пыльцевые зерна являются 2-клеточными, а 6-бороздные — 3-клеточными. R. Wunderlich (1967) на основании данных J. Leitner (1942) предложила новый вариант системы семейства яснотковых, в которой каждое подсемейство характеризуется только одним из двух типов пыльцы. Как показали эмбриологические данные самой Wunderlich (1967), а также анатомические (Билимович, 1935) и многочисленные биохимические исследования (El-Gazzar, Watson, 1970; Новицкая, Криштопова, 1971; Kooiman, 1972; Зоз, Литвиненко, 1979), новая система может рассматриваться как более естественная по сравнению с исходным вариантом J. Briquet (1897).

Таким образом, для яснотковых было установлено существование внутри семейства двух групп подсемейств с разным типом пыльцы. Так как сем. *Lamiaceae* обычно рассматривается как достаточно естественная группа (Briquet, 1897; Cronquist, 1981; Тахтаджян, 1987), существование генетической связи между 3- и 6-бороздной пыльцой не вызывало сомнения. Поэтому делались попытки дать филогенетическое объяснение происхождению двух типов пыльцы в этом семействе. На основании общего положения о бóльшей примитивности 2-клеточного мужского гаметофита по сравнению с 3-клеточным (Поддубная-Арнольди, 1982) и исходности 3-бороздной пыльцы как для примитивных (Куприянова, 1948; Van Campo, Vernier, 1957), так и для продвинутых (Walker, Doyle, 1975) цветковых как более вероятное рассматривается происхождение 6-бороздной 3-клеточной пыльцы из 3-бороздной 2-клеточной. Было высказано предположение (Фінн, 1930; Schnarf, 1937; Борзова, 1960), что у яснотковых этот процесс перехода от 3- к 6-бороздной пыльце еще не завершен, мы застаем его как бы «на ходу». Как подтверждение такой точки зрения рассматривалось и то, что для двух подсемейств яснотковых — *Prostantheroideae* Briq. и *Ajugoideae* Benth., — рассматриваемых как наиболее примитивные в семействе, характерна именно 3-бороздная 2-клеточная пыльца.

Однако Борзовой (1960) у двух видов рода *Prostanthera* Labill. (*P. coccines* F. Muell. и *P. chlorantha* F. Muell.) была обнаружена 6-бороздная пыльца с мезокольпиумами, чередующимися по ширине: три узких чередуются с тремя широкими. Ею было сделано предположение, что обнаруженный тип пыльцевых зерен является переходным между 3-бороздной оперкулятной пыльцой и 6-бороздной. В качестве объяснения причин перехода от 3- к 6-бороздному типу пыльцы рассматривалось следующее предположение. При дополнительном делении генеративной клетки и переходе от 2- к 3-клеточному мужскому гаметофиту происходящее при этом увеличение объема пыльцевого зерна компенсируется увеличением его поверхности за счет расширения трех оперкулюмов 3-бороздной пыльцы и превращением их в три дополнительных мезокольпиума 6-бороздной. (Таким образом, можно сделать вывод, что признак чередования ширины мезокольпиумов приобретает значение признака переходных наиболее примитивных форм 6-бороздной пыльцы.)

Самой Борзовой число клеток в обнаруженных ею 6-бороздных пыльцевых зернах рода *Prostanthera* исследовано не было. Такое исследование было проведено P. Cantino и R. Sanders (1986). Как следует из их данных, пыльца всех видов рода *Prostanthera* (независимо от числа борозд) является только 2-клеточной. Таким образом, отпадает если не сама идея о происхождении у яснотковых 6-бороздной пыльцы из 3-бороздной, то, во всяком случае, предложенное объяснение причин этого перехода и предположение об описанных 6-бороздных пыльцевых зернах как переходном звене.

Также необходимо отметить, что ни в одной из работ, где упоминаются описанные Борзовой 6-бороздные пыльцевые зерна рода *Prostanthera* (Борзова, 1960; Борзова, 1962; Сладков, 1967; Cantino, Sanders, 1986), никаких фотографических изображений их не приводится.

В ходе наших исследований морфологии пыльцы яснотковых (исследованы пыльцевые зерна 320 видов из 162 родов семейства) такие микрофотографии были получены (см. таблицу, *1*, *2*). Кроме того, в результате исследования в систематических группах с 3-клеточной пыльцой были обнаружены варианты 6-бороздных пыльцевых зерен с чередующимися 3 широкими и 3 узкими мезокольпиумами (см. таблицу, *3*, *4*), не описанные ни в одной из существующих классификаций формы пыльцевых зерен яснотковых (Risch, 1956; Wunderlich, 1967) и совершенно не отличающиеся по форме от 6-бороздных 2-клеточных пыльцевых зерен, описанных Борзовой. Пыльца такой формы была обнаружена во всех крупных трибах и подтрибах подсем. *Saturejoideae* (Briq.) Wunderlich у следующих видов.

Триба *Nepeteae* Benth.	*Hymenocrater elegans* Bunge, *Brittoniastrum micranthum* Briq., *Cedronella mexicana* Benth., *Pseudolophanthus complanatus* Levin.
Триба *Saturejeae* Briq.,	
подтриба *Melissinae* Endl.	*Antonina debilis* (Bunge.) Vved., *Micromeria fruticosa* (L.) Druce;
подтриба *Thyminae* Briq.	*Thymus capitatus* Hofftgg et Link, *Zataria multiflora* Boiss., *Lycopus europaeus* L., *Bystropogon tomentosus* Benth., *B. canus* Benth.;
подтриба *Menthinae* Briq.	*Mentha aquatica* L.
Триба *Salvieae* Dumord.	*Salvia splendens* L.
Триба *Ocimeae* (L.) Wunderlich,	
подтриба *Plectranthinae* Benth.	*Plectranthus glaucalyx* Maxim.;
подтриба *Moshosminae* Briq.	*Platostoma flacida* Briq., *Acrocephalus zambesiacus* Baker.

Как показывают приведенные выше данные, признак чередования широких и узких мезокольпиумов широко распространен в подсем. *Saturejoideae* (признаваемого наиболее продвинутым среди яснотковых), в том числе в такой крайне специализированной его трибе, как *Ocimeae*. Таким образом, вероятно, нет оснований признак чередования ширины мезокольпиумов считать признаком переходных наиболее примитивных форм 6-бороздной пыльцы.

На то, что чередование широких и узких мезокольпиумов нельзя рассматривать как признак, свидетельствующий о происхождении 6-бороздной пыльцы из 3-бороздной, указывают и случаи его возникновения в качестве отклонения у пыльцевых зерен, в норме имеющих одинаковые по ширине мезокольпиумы (см. таблицу, *5*, *6*) или иной порядок чередования их ширины (см. таблицу, *7*, *8*).

Таким образом, анализ литературных данных и собственные исследования позволяют сделать следующие выводы.

1. Происхождение 6-бороздных пыльцевых зерен у яснотковых не связано с переходом от 2- к 3-клеточному мужскому гаметофиту. Для яснотковых нет основания считать доказанным происхождение 6-бороздной пыльцы из 3-бороздной.

2. Признак чередования ширины мезокольпиумов 6-бороздных пыльцевых зерен не является признаком переходных, наиболее примитивных форм такой пыльцы.

3. Можно говорить о независимом происхождении сходных форм 6-бороздной пыльцы в группах с 2- и 3-клеточными пыльцевыми зернами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Билимович О. Ф. Значение анатомии околоплодника *Labiatae* для их систематики // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1935. Т. 7. С. 21—84. — *Борзова И. А.* К вопросу о происхождении шестибороздного типа пыльцы у Губоцветных // ДАН СССР. 1960. Т. 133, № 6. С. 1456—1467. — *Борзова И. А.* К вопросу о морфогении пыльцевых зерен Губоцветных // К первой международной палинологической конференции (Таксон, США). Докл. сов. палинологов. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 33—37. — *Зоз И. Г.*, *Литвиненко В. И.* О расчленении семейства *Lamiaceae* Juss. на естественные группы // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 989—997. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 1. Вып. 7. Флора и систематика высших растений. 1948. С. 163—262. — *Новицкая Г. В. Криштопова В. И.* Изучение состава жирных кислот масел некоторых видов сем. губоцветные в связи с их систематическим положением // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7, № 1. С. 32—40. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосемянных растений по цитологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Сладков А. Н.* Введение в споропыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 270 с. — *Тахтаджян А. Л.* Систематика магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Фінн В. В.* До історіі розвитку чоловічого гаметофіта у *Labiatae* // Журн. Інст. бот. АН УССР. 1930. Т. 20, № 28. С. 77—96. — *Briquet J. Labiatae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Tl 4, Abt. 3a. S. 183—380. — *Cantino P. D.*, *Sanders R. W.* Subfamilian classification of *Labiatae* // System. Botany. 1986. Vol. 11, N 1. P. 163—185. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p. — *El-Gazzar A.*, *Watson L.* A taxonomic study of *Labiatae* and related genera // New Phytol. 1970. Vol. 69, N 2. P. 451—486. — *Kooiman P. T.* The occurrence of iridoid glycosydes in the *Labiatae* // Acta Bot. Neerl. 1972. Vol. 21, N 4. P. 417—427. — *Leitner J.* Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der *Labiatae* // Österr. Bot. Zeitschr. 1942. Bd 91, N 29. S. 29—40. — *Risch C.* Die Pollenkörner der *Labiatae* // Willdenowa. 1956. Bd 1. S. 617—641. — *Schnarf K.* Studien über den Bau der Pollenkörner der Angiospermen // Planta. 1937. — *Van Campo M.*, *Vernier D.* Palynologie africaine // Bull. Inst. Franc. Afrique Noire. 1957. T. 19. Ser. A. N 3. P. 655. — *Walker J. W.*, *Doyle J. A.* The basis of angiosperm phylogeny: palynology // Ann. Missouri Bot. Garden. 1975. Vol. 62, N 3. P. 270—664. — *Wunderlich R.* Ein Vorschlag zu einer naturlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens // Österr. Bot. Zeitschr. 1967. Bd 114, N 4—5. S. 383—483.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

УДК 582.948.2

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

Т. Н. Попова, Е. А. Земскова

БИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ ГРУППЫ *SUFFRUTICOSA* РОДА *ONOSMA* (*BORAGINACEAE*)

T. N. POPOVA, E. A. ZEMSKOVA. THE BIOSYSTEMATIC STUDY OF THE SPECIES OF *SUFFRUTICOSA* GROUP OF THE GENUS *ONOSMA* (*BORAGINACEAE*)

Изучены морфологические особенности и географическое распространение 8 видов группы *Suffruticosa* рода *Onosma* L. (*Boraginaceae*). Установлено, что *O. tanaitica* Klok. и *O. volgensis* Dobrocz. являются синонимами *O. simplicissima* L. Впервые определено число хромосом *O. simplicissima* 2n=14 и изучен кариотип. Проведено палиноморфологическое исследование 5 видов оносм этой группы и типового вида рода *O. echioides* L. на световом и впервые на электронном сканирующем микроскопах.

Особенности географического распространения видов любого рода растений и животных — результат истории их формирования в связи с историей территории, ими занятой. Поэтому изучение ареалов видов и построение на этой основе различных ботанико-географических схем районирования территории всего земного шара способствует как решению общих проблем, так и установлению линий развития групп внутри родов растений. На примере рода *Onosma* L. (*Boraginaceae*) проецированием морфологических групп на территории ботанико-географических областей, провинций, участков, округов и районов занимался М. Г. Попов (1950), выделивший при этом группы видов (grex) внутри принимаемых им 3 подсекций рода *Onosma*. Эти группы, по его представлениям, должны соответствовать определенным участкам и районам, названия им были даны преимущественно географические: *Himalaica*, *Turanica*, *Tianschanica* и другие (подсекция *Haplotricha*), *Euxina*, *Armena*, *Kurdica* и другие (подсекция *Asterotricha* — современное название *Onosma*). Однако некоторые из «групп уподобления» названы по их морфологическим или экологическим особенностям, что косвенно отражает наличие больших разрывов в ареалах видов. Такова группа *Suffruticosa* — одна из более примитивных в пределах подсекции *Haplotricha* (Boiss.) Guerke рода *Onosma*. По М. Г. Попову (1947, 1951), она включает 6 видов: *O. polyphylla* Ledeb. (Крым), *O. fruticosa* Sibth. et Sm. (Кипр), *O. halophila* Boiss. et Heldr. (Турция, Центральная Анатолия, Конья), *O. discedens* Hausskn. et Bornm. (Турция, Восточная Анатолия, Egin), *O. cappadocica* Siehe ex Riedl (Турция, Южная Анатолия, Taurus) и примыкающий к нему *O. sintenisii* Hausskn. ex Bornm. (Riedl, 1978); *O. simplicissima* L. (Донской р-н, Поволжье, Южный Урал, Северный Казахстан, Западная Сибирь, Алтай на восток до верхнего Енисея).

Взаимоотношения видов этой группы описываются Поповым (1950) так (с. 99): «На Кипре же появляется интереснейшая гаплотриховая группа *Suffruticosa*, которая на нем представлена почти кустарниковым видом *O. fruticosum*, а в Малой Азии на Ликаонской равнине видом *O. halophilum*, в Армено-Курдистанском участке еще двумя уклоняющимися видами (*O. cappadocicum*, *O. discedens*), а затем переходит в Крым, в лице эндемичного таврического вида *O. polyphyllum*, подчеркивая реальное бытие Понтиды, как это доказывала A. Czeczott (1937). Удивительным образом эта группа завершается видом *O. simplicissimum*, который, очевидно, возник в плиоценовой флоре Южного Урала и оттуда распространился почти по всей степной провинции Бореальной области».

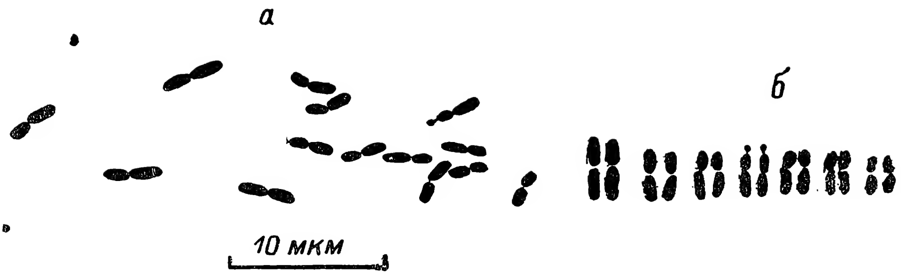
Grex *Suffruticosa* M. Pop. 1951, Бот. мат. Герб. Ботан. ин-та АН СССР 14 : 298, in clavi; М. Попов 1953. Фл. СССР 19 : 194.

Виды этой группы характеризуются полукустарничковым или почти травянистым обликом с древеснеющим ветвистым наземным основанием стебля, узкими удлиненными листьями с прижатым шелковистым опушением, тычинками, не выставляющимися из венчиков, с нитями, равными пыльникам, голым или почти голым нектарником. Группа эта родственна группе *Stellulata* из *Asterotricha*. В этой группе *O. fruticosa* — эндемичный вид Кипра — значительно отличается от остальных видов *Onosma* кустарничковым обликом, мелкими (0.8—1.2 см) продолговатыми листьями, цветками одиночными, сидящими в пазухах коротких прицветников. Венчик 12—15 мм дл., короче, чем у других видов этой группы, и тычинки выставляются из него. Наиболее характерно опушение листьев. Оно состоит из сравнительно длинных прижатых щетинок на бугорках, в промежутках между которыми располагаются мелкие волоски, иногда почти по окружности бугорка, что в дальнейшем могло привести к образованию так называемых звездчатых волосков у видов типовой подсекции. Снизу длинные щетинки расположены только по краю и центральной жилке, поверхность листа покрыта мелкими волосками. По сравнению с *O. fruticosa* *O. polyphylla* имеет мощное одревесневающее корневище, стебли, одревесневающие только в нижней части, опушение листьев шелковистое из более длинных однотипных волосков около 2 мм дл., бугорки при основании волосков не выражены, скрыты ими, листья 2.5—3 см дл., (1.2) 1.5—2 мм шир., с завернутыми краями. Побеги многочисленные, цветущие и нецветущие, становящиеся генеративными на 2—3-й год (Козлова, 1953). Цветоносные стебли неразветвленные. Цветки в плотном соцветии из двух густых завитков, опушенных отстоящими густыми рыжеватыми волосками. Венчик 20—22 мм дл., в 1.5 раза превышает чашечку. Ареал этого вида ограничен Горным Крымом (южный склон к морю) и северо-западным Закавказьем (окр. Новороссийска— хр. Маркотх). *O. discedens* наиболее близок к *O. polyphylla*, в то время как *O. cappodocica*, отличающийся густо отклоненно щетинистым опушением чашечки, и близкий к нему *O. sintenisii* занимают изолированное положение. Также обособленное положение у *O. halophila*, растения со скудно опушенными листьями, произрастающего на засоленных почвах степных районов, в то время как большинство видов оносм предпочитает известняковые или меловые субстраты, скалы. Таким образом, наиболее общим признаком для всех видов этой группы является наличие прилегающего опушения из простых волосков и более длинных щетинок, без бугорков при их основании или со слабо выраженными бугорками. Д. Н. Доброчаева делит группу *Suffruticosa* (ввиду разнородности входящих в нее видов) на 2 ряда: ряд *Suffruticosa* (M. Pop.) Klok. et Dobrocz. с видами *O. polyphylla* Ledeb. и *O. fruticosa* и ряд *Simplicissima* Klok. с 3 видами: *O. tanaitica* Klok. (бас. Северского Донца, Приазовье, бас. Дона), *O. volgense* Dobrocz. (бас. Средней Волги и прилегающие районы Заволжья), *O. simplicissima* L. (бас. Верхней, Средней и Нижней Волги, Заволжье, юг Сибири и Казахстан). P. W. Ball и H. Riedl (1972) не признали видовую самостоятельность *O. tanaitica* и ошибочно отнесли этот вид в синонимы к *O. visianii* G. C. Clementi или *O. arenaria* Waldst. et Kit., виды двулетние, не родственные *O. simplicissima*, из которого была выделена *O. tanaitica*.

Наши исследования (Попова, Земскова, 1988) показали, что признаки, указываемые в ключе Доброчаевой как различительные для *O. simplicissima*, *O. volgensis*, *O. tanaitica* (главным образом соотношение длины и ширины листьев), являются заходящими и непостоянными, ввиду чего мы не считаем эти таксоны за самостоятельные виды. Идентичность их была установлена при сравнительном изучении 55 образцов *O. tanaitica*, 26 *O. volgensis*, 155 *O. simplicissima* по следующим признакам: высоте цветоносного стебля, длине и ширине листьев на вегетативных и цветоносных побегах, длине венчиков, цветоножек, чашелистиков, размерам эрем, характеру опушения стебля, листьев и чашелистиков. Вместе с тем было обнаружено, что растения из центрального и юго-восточного Казахстана хорошо обособляются по комплексу признаков от типичных форм *O. simplicissima*. Образцы из Казахстана характеризуются наличием густого отстоящего щетинистого опушения (щетинки около 1.5 мм дл.) стебля и чашечки, видимого невооруженным глазом; более длинного, чем у *O. simplicissima*, оттопыренного опушения листьев; волосистыми нектарниками и др. По этим признакам нами выделен самостоятельный вид *O. kasachstanica* T. N. Pop. sp. nov. Его ареал простирается от бассейна Урала до Тарбагатая и Джунгарии и находится в Туранской провинции Ирано-Туранской обл. Ареал *O. simplicissima* (включая *O. tanaitica* и *O. volgensis*) охватывает южные районы восточноевропейской и западносибирской провинций циркумбореальной области (Тахтаджян, 1978).

Кариология. Е. А. Земсковой изучен кариотип *O. simplicissima* из 2 популяций: 1) Липецкая обл., заповедник «Галичья гора», урочище Быкова шея; 2) Башкирская АССР, р-н Федоровки, с. Сухой Узян.

Число хромосом для обеих популяций 2n=14. Кариотип представлен метацентрическими хромосомами (см. рисунок 1, *а*, *б*). Хромосомы мелкие, 1.78—3.03 мкм (табл. 1). Хромосомные пары очень близки по степени асимметрии. Значение центромерного индекса (I) в пределах набора 39—43 %, 4-я пара хромосом — спутничная. Препараты для исследования приготовлены по методике, опубликованной ранее (Попова, Земскова, 1985).



а — Метафазная пластинка *Onosma simplicissima*, *б* — хромосомы *O. simplicissima*.

Из других видов этой группы кариологически изучен только *O. polyphylla* (Teppner, 1971). Хромосомное число 2n=20.

Морфология пыльцы. Земсковой проведено палинологическое исследование видов группы *Suffruticosa*: *O. fruticosa*, *O. polyphylla*, *O. tanaitica*, *O. simplicissima*, *O. cappadocica*.

Исследование морфологии пыльцевых зерен выполнено с помощью светового микроскопа (СМ) МБИ-3 и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-Hitachi. Препараты для СМ приготовлены по методу G. Erdtman (1943). С помощью СЭМ изучали неацетолизированную пыльцу, предварительно помещали ее на специальный предметный столик и перед просмотром напыляли золотом.

ТАБЛИЦА 1

Размеры хромосом *Onosma simplicissima*

Пары хромосом	Длина плеч, мкм	Длина хромосомы, мкм	I, %
I	1.78+1.25	3.03	41
II	1.42+1.07	2.49	42
III	1.42+1.07	2.49	42
IV	1.32+1.00	2.32	43
V	1.28+1.00	2.28	43
VI	1.17+0.82	1.99	41
VII	1.07+0.71	1.78	39

Виды группы *Suffruticosa*, как и другие виды секции *Onosma* (Аветисян, 1956; Мехакян, 1983), характеризуются 3-бороздно-оровыми пыльцевыми зернами, удлиненно- или широкояйцевидной формы, либо удлиненно- или округлогрушевидной формы (см. таблицу, *а*). Борозды узкие, щелевидные, срастаются на широком конце (см. таблицу, *в*), значительно суживаются на узком. Оры хорошо выражены, крупные, длина оры значительно превосходит ее ширину. Ширина оры в несколько раз больше ширины борозды. Скульптура пыльцевых зерен бугорчатая, бугорки шаровидные, равномерно распределены по всей поверхности, очень мелкие — 0.2 мкм (см. таблицу, *б*). Мембрана борозд также бугорчатая, бугорки более крупные (см. таблицу, *г*). Изученные виды различаются по форме, а также незначительно различаются по размерам пыльцевых зерен и величине ор (табл. 2). Было проведено сравнение пыльцевых зерен видов группы *Suffruticosa* с пыльцой *O. echiodes* — типового вида рода *Onosma*. Как видно из табл. 2, виды близки по морфологии пыльцевых зерен и по ультраскульптуре, что подтверждает мнение Попова о родстве группы *Suffruticosa* с видами подсекции *Onosma* (*Asterotricha*).

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика пыльцевых зерен 6 видов *Onosma*

Признаки пыльцевых зерен	Изученные образцы					
	O. polyphylla, Крым, Бахчисарайский р-н, окр. развалин Мангуп-Кале, № 9	*O. fruticosa*, Cyprus, Sintenis et Rigo, N 108	*O. tanaitica*, Донецкая обл., с. Богородичное, № 12, Иванина	*O. simplicissima*, Вост. Казахстан, окр. г. Усть-Каменогорска, прав. берег Иртыша, Гудошников	*O. echioides*, Italia, Venetia, Prov. de Verona, N 939, Rigo	*O. cappadocica*, Турция, Kasmuntli Dagh, an Felsen 1800 m, N 107, W. Siehe
Тип апертур	3-бороздно-оровые	3-бороздно-оровые	3-бороздно-оровые	3-бороздно-оровые	3-бороздно-оровые	3-бороздно-оровые
Форма пыльцевого зерна	Удлиненно-грушевидная	Удлиненно-грушевидная	Удлиненно-яцевидная	Удлиненно-яйцевидная	Округло-грушевидная	Широко-яйцевидная
Экваториальный диаметр в широкой и узкой частях, мкм	12.5×8.8—13.7×9.6	10.0×6.4—11.5×7.0	12.8×8.0—14.4×9.6	11.2×8.0—12.8×9.6	11.2×6.4—12.5×8.0	12.5×9.6—13.7×11.2
Полярная ось, мкм	16.2—17.5	13.7—15.0	16.0—17.6	14.4—16.0	13.7—15.0	15.0—16.2
Толщина экзины, мкм	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	1.0
Длина борозд, мкм	10.0—11.2	8.7—10.0	10.0—12.5	14.4—16.8	8.7—10.0	8.7—10.0
Длина оры, мкм	7.5—8.7	6.2—7.5	8.7—10.0	6.0—7.5	5.0—7.5	8.7—10.0
Ширина оры, мкм	2.5—3.1	2.5—3.1	2.5—3.1	3.6—4.3	2.5—3.1	2.5—3.7
Скульптура экзины	Бугорчатая	Бугорчатая	Бугорчатая	Бугорчатая	Бугорчатая	Бугорчатая

Ранее виды *O. echioides*, *O. simplicissima* и *O. polyphylla* были изучены Е. М. Аветисян (1956), а *O. simplicissima* — А. К. Мехакян (1983) на СМ. Результаты этих исследований в основном соответствуют нашим данным.

Проведенные нами исследования показали значительные различия видов, входящих в группу *Suffruticosa* как в морфологическом, так и в кариологическом и в некоторой степени палинологическом отношениях. Ареалы видов этой группы располагаются в 2 флористических подцарствах Голарктики — Бореальном (Евросибирская обл.) и Древнесредиземноморском (Средиземноморская и Ирано-Туранская области) (Тахтаджян, 1978). Большинство видов имеет узколокальные ареалы, и только степной вид *O. simplicissima* распространен на огромных территориях от Северского Донца и Дона на западе до верхнего Енисея на востоке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. 1956. Т. 10. С. 7—66. — *Доброчаева Д. Н.* Новые таксоны бурачниковых Восточной Европы // Нов. сист. высш. низш. раст. (1976). Киев: Наук. думка, 1977. С. 114—125. — *Доброчаева Д. Н.* Род Оносма — *Onosma* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 126—133. — *Козлова Н. А.* Анатомо-экологическая характеристика полукустарников Восточного Крыма // Бот. журн. 1953. Т. 38, № 4. С. 497—512. — *Мехакян А. К.* Палиноморфология рода *Onosma* // Ботан. журн. Армении. 1983. Т. 26, № 4. С. 324—330. — *Попов М. Г.* Ботанико-географическое расчленение рода на примере рода *Onosma* // Бот. журн. 1947. Т. 32, № 5. С. 223—224. — *Попов М. Г.* О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 70—108. — *Попов М. Г.* К познанию рода *Onosma* L. // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова. 1951. Т. 14. С. 287—304. — *Попов М. Г.* Род Оносма — *Onosma* L. //

Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 19. С. 184—231. — *Попова Т. Н., Земскова Е. А.* К кариосистематике рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 199—205. — *Попова Т. Н., Земскова Е. А.* Биосистематическое изучение *Onosma simplicissima* и близких видов (*Boraginaceae*) // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII Делег. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 27—28. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Ball P. W., Riedl H. Onosma* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press., 1972. Vol. 3. P. 89—94. — *Czeczott H.* The distribution of some species in Northern Asia Minor and the problem of Pontide. // Mitt. Naturw. Inst. Sofia, Bulgarien. 1937. Bd 10. S. 43—68. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis // Chronica botanica. 1943. Vol. 16. 239 p. — *Riedl H. Onosma* L. // Davis P. H. Flora of Turkey. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 326—376. — *Teppner H.* Cytosystematik, bimodale Chromosomensatze und permanente Anortoploidie bei *Onosma* (*Boraginaceae*) // Österr. Bot. Zeitschr. 1971. Bd 119. S. 196—233.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1989.

УДК 575.321 : 582.635.5

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

Д. В. Гельтман

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ ВИДОВ ПОДСЕКЦИИ *URTICA* РОДА *URTICA* (*URTICACEAE*)

D. V. GELTMAN. SOME PROBLEMS OF PHYLOGENY OF THE SPECIES OF THE SUBSECTION *URTICA* OF THE GENUS *URTICA* (*URTICACEAE*)

Высказаны предположения о месте и времени возникновения, возможных миграциях видов подсекции *Urtica* рода *Urtica*. Обосновывается гипотеза происхождения *U. dioica* в результате гибридизации *U. galeopsifolia* и *U. sondenii*, которая позволяет удовлетворительно объяснить ряд фактов, в том числе широкий полиморфизм этого вида. Специально рассматриваются филогенетические взаимоотношения евразиатских и североамериканских видов подсекции.

К типовой подсекции рода *Urtica* L. (крапива) относятся евразиатские виды *U. angustifolia* Fisch. ex Hornem., *U. dioica* L., *U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz, *U. platyphylla* Wedd., *U. pubescens* Ledeb., *U. sondenii* (Simm.) Avror. ex Geltm. и североамериканские *U. gracilis* Ait. и *U. holosericea* Nutt. Ранее мы уже рассматривали вопросы систематики евразиатских таксонов (Гельтман, 1983а, 1986); были подвергнуты ревизии и североамериканские представители подсекции (Bassett et al., 1974; Woodland, 1982; Woodland et al., 1982),[1] однако вопросы филогении этой группы не анализировались. В настоящей работе мы попытаемся хотя бы частично восполнить этот пробел.

Подсекция *Urtica* — одна из наиболее прогрессивных и молодых групп рода, широко распространившаяся в умеренных областях Евразии и Северной Америки. Непосредственные ее предковые формы указать сложно. Можно предположить, что это были многолетние, лишенные вегетативной подвижности лесные растения с неветвистыми осями соцветий, напоминающие современную *U. laetevirens* Maxim. (секция *Laetevirentes* Geltm.). Происхождение этих растений в свою очередь связано с горами Восточной Азии, где находится один из центров разнообразия рода (Гельтман, 1983б). Это вполне согласуется с идеей А. Л. Тахтаджяна (1957) о роли гор Восточной Азии в формировании ядра современной умеренной флоры Северного полушария.

---

[1] В этих работах принята широкая трактовка *U. dioica* и североамериканские таксоны *U. gracilis* и *U. holosericea* рассматриваются как его подвиды. Мы считаем, что их ранг необходимо повысить до видового. Возможно также, следует рассматривать как особый вид тетраплоидную расу *U. gracilis*, распространенную по Тихоокеанскому побережью Северной Америки; приоритетным названием для этого таксона будет, очевидно, *U. lyalii* S. Wats.

В морфологическом плане становление подсекции *Urtica* было связано с переходом к вегетативной подвижности, а также появлением разветвленной оси соцветия. В экологическом отношении оформление подсекции произошло при переходе от обитания непосредственно под пологом влажного, но не заболоченного леса к занятию местообитаний с повышенным увлажнением (болота и заболоченные леса, поймы рек, берега ручьев, выходы ключей и т. д.), что характерно для большинства современных видов.[2]

Наиболее древние ископаемые остатки плодов, которые с высокой степенью вероятности можно отнести к подсекции *Urtica*, известны из миоцена Белоруссии и отмечены П. И. Дорофеевым (1982) как *Urtica* sp. 2. Из плиоцена известны уже многочисленные образцы вида, описанного как *U. plioceniса* Dorof. (Дорофеев, 1982), несомненно относящегося к рассматриваемой подсекции. Таким образом, возникновение подсекции можно датировать, очевидно, началом миоцена. В конце миоцена—плиоцене в составе пойменной и прибрежной растительности в окружении «тургайских» неморальных лесов довольно широко встречались виды (или вид) рассматриваемой подсекции.

Поскольку тургайская неморальная флора была довольно однородна (Клеопов, 1941), можно предположить, что и плиоценовые представители подсекции *Urtica* были довольно слабо таксономически дифференцированы. Дорофеев (1982) указывал, что хотя, возможно, *U. pliocenica* и сборный вид, но имеющиеся внутривидовые различия небольшие; он же отмечал сходство плодов *U. pliocenica* с современными дальневосточными видами, в том числе *U. angustifolia* и *U. platyphylla* (правда, мы не можем согласиться с его предположением о близости *U. pliocenica* и *U. laetevirens* — к этому времени дифференциация отмеченных видов была несомненно уже очень значительной).

К концу плиоцена произошло подразделение тургайской флористической области на две провинции: европейскую и азиатскую (Клеопов, 1941). Это нашло отражение и в эволюции рассматриваемой группы. Оформление европейской (балтийской) неморальной флоры привело к становлению *U. galeopsifolia*, встречающегося ныне по низинным болотам, заболоченным лесам (главным образом черноольховым), поймам рек преимущественно в зоне распространения широколиственных лесов. Близкий к нему *U. pubescens* сформировался, по-видимому, раньше, возможно, в среднем миоцене и встречался в составе водно-болотной растительности по берегам усыхающего Тетиса. Это косвенно подтверждается тем, что в настоящее время этот вид сохранился в основном в составе водно-болотной растительности в дельте Волги, недавно обнаружен (правда, не вполне типичный) в низовьях Днепра, а также отмечался в районе Пятигорска, что вполне объяснимо, так как даже в позднем миоцене Большой Кавказ был «островом» среди еще довольно обширного Тетиса (Синицын, 1965).

Дериватом азиатской части тургайской флоры является *U. platyphylla*, входящий в состав дальневосточного крупнотравья — сообщества, сложившегося (как и составляющие его виды) в эпоху господства неморальных лесов, но успешно развивающегося в окружении тайги (Толмачев, 1959). Следует отметить, что в формировании этого вида, являющегося гексаплоидом, очевидно, значительную роль играли процессы полиплоидии.

«Неморальная» линия развития видов подсекции не является единственной. Вторая линия связана с формированием таежной растительности на территории Сибири и привела к возникновению диплоидного *U. sondenii*, распространенного преимущественно в Западной Сибири, и тетраплоидного восточноангарского, по А. И. Толмачеву (1959), *U. angustifolia*. Оба этих вида обитают в поймах таежных рек, у ручьев, выходов ключей и т. д. В принципе возможны два варианта их формирования: либо на основе исходных видов тургайской флоры при расширении в плиоцене области, занятой таежными лесами (или сходными с ними), либо значительно раньше, в ходе формирования в горах самого таежного комплекса. В настоящее время у нас нет данных, позволяющих отдать предпочтение одной из гипотез.

---

[2] Для многих из них характерен переход на рудеральные местообитания.

Правда, как *U. sondenii*, так и *U. angustifolia* встречаются и южнее собственно таежной зоны, но это, очевидно, уже более поздняя миграция. Появление же *U. angustifolia* в зоне широколиственных лесов юга Дальнего Востока и в Японии приводит к некоторой дифференциации таежных и внетаежных популяций, что уже отмечалось нами ранее (Гельтман, 1983а).

Остановимся далее более подробно на филогении видов, которые мы прежде (Гельтман, 1986) определили как «комплекс *U. dioica*»: *U. dioica* s. str., *U. galeopsifolia*, *U. pubescens* и *U. sondenii*. Последние три таксона нередко понижались в ранге и рассматривались в пределах *U. dioica*, а иногда и как его синонимы. По нашему мнению, эти таксоны следует считать самостоятельными видами, так как они обособлены от *U. dioica* морфологически (хотя и связаны промежуточными формами), по степени плоидности, экологически, имеют географическую определенность (Гельтман, 1986). В пользу этого свидетельствует, на наш взгляд, и позднетретичная и четвертичная история отмеченных видов, которая представляется нам следующей.

U. galeopsifolia, как уже указывалось, сформировался по крайней мере в плиоцене и встречался в поймах рек, в составе болотной растительности на юге Восточной Европы, где и пережил плейстоценовые оледенения. В голоцене, во время климатического оптимума, этот вид проник на север и достиг по крайней мере Карельского перешейка, где иногда встречается и сейчас, так как последовавшее затем похолодание привело к исчезновению многих, но не всех его популяций на северо-западе СССР. Проникновение *U. galeopsifolia* в южные районы Сибири до Ангары, по-видимому, произошло также во время климатического оптимума, хотя нельзя исключить того, что он мог обитать в этих районах еще в конце третичного периода.

U. pubescens, очевидно, пережил плейстоценовые оледенения в рефугиумах, которыми являлись низовья крупных рек Восточно-Европейской равнины. Н. Н. Цвелев (1965 : 1633) отмечает «факт присутствия в низовьях Волги ряда относительно теплолюбивых эколого-географических рас, тесно примыкающих к весьма близкородственным, но более холодостойким расам, широко распространенным в более северных районах». Дельта Волги, по мнению Цвелева, была рефугиумом для таких рас; к ним, по нашему мнению, относится и *U. pubescens*, известный в основном из дельты Волги.

U. sondenii, как уже отмечалось, формировался в составе комплекса таежной растительности на территории Сибири. Отступление его в районы, лежащие южнее таежной зоны, произошло, по-видимому, во время плейстоценовых похолоданий. На север европейской части СССР, а также в горные районы Северной Скандинавии *U. sondenii* проник, как и другие таежные виды, вслед за отступающим валдайским ледником. Местонахождения этого вида в более южных районах европейской части СССР, скорее всего, реликтового происхождения. По мнению Н. А. Миняева (1965), первая волна миграции сибирских таежных видов в Европу имела место еще в конце миоцена, следующие — в позднем плиоцене и в Днепровско-Московское межледниковье, поэтому таежные виды были представлены в перигляциальной зоне максимального развития валдайского оледенения и с тех пор сохранились в центре, на юге и западе европейской части СССР. Находки *U. sondenii* в Гомельской, Киевской, Горьковской и Ростовской областях (Гельтман, 1986) вполне объяснимы, если принять эту точку зрения.

U. dioica, по нашему мнению, имеет гибридное происхождение. В литературе было высказано мнение (Цвелев, 1981 : 68), что многие «широко и активно распространяющиеся виды» возникли в результате «массовой интрогрессивной гибридизации пар относительно близких видов» и такая гибридизация «была, очевидно, обычным явлением в плейстоцене». Сказанное относится и к такому «широко и активно распространяющемуся виду», как *U. dioica.* Он мог возникнуть в результате гибридизации *U. galeopsifolia* и *U. sondenii* или, возможно, их предковых форм. Как только что было показано, *U. galeopsifolia* и *U. sondenii* могли встречаться в одних и тех же районах Европы, возможно, еще в конце плиоцена и, очевидно, были представлены в перигляциальных зонах плейстоценовых оледенений. Эти виды занимают сходные экологические ниши (встречаются в поймах рек), т. е. географические и экологические факторы не были препятствием для их скрещивания. В результате гибридизации названных диплоидных видов возник преимущественно тетраплоидный *U. dioica.* Первоначально этот вид включал растения без жгучих волосков на листовой пластинке (как и у родительских видов), очень разнообразные по форме листьев и интенсивности опушения простыми волосками. Расселяясь вслед за отступающим ледником, эти полиморфные растения широко распространились по всей Европе, проникли в Сибирь; в ненарушенных местообитаниях они сохранились до настоящего времени. К таким «первичным» гибридным растениям, по нашему мнению, относится большая часть имеющихся промежуточных форм между *U. dioica* и предковыми видами, существование которых, таким образом, получает объяснение.[3]

Типичные формы *U. dioica*, у которых листовая пластинка покрыта жгучими волосками, очевидно, сформировались позже, на основе отмеченных «первичных» гибридных растений в ходе приспособления к рудеральным и сорным местам, т. е. в связи с деятельностью человека. Возможно, конечно, что эта «рудеральная» раса начала формироваться до того, как человеческая активность стала заметным средообразующим фактором. Аналогами рудеральных и сорных местообитаний в это время могли быть скопления органических остатков по берегам крупных озер и рек (Фукарек и др., 1982), участки растительного покрова, нарушенные деятельностью животных (Гиляров, 1951; Никитин, 1957). Однако основные этапы становления «рудеральной» расы связаны, на наш взгляд, именно с деятельностью человека. Это косвенно подтверждается тем, что при раскопках слоев, относящихся ко времени с достаточно развитым земледелием (железный век), наряду с остатками культурных растений встречаются и плоды сорных и рудеральных растений, в том числе и *U. dioica* (Willerding, 1975), а также достаточно высоким содержанием пыльцы *Urtica* в отложениях культурных слоев времен неолита и бронзы (Гуман, 1978).

Если принять изложенную точку зрения, становится понятным, почему «лесные» и «рудеральные» *U. dioica* несколько различны. Однако эти различия постоянно стираются, так как те и другие свободно скрещиваются. «Рудеральная» раса, очевидно, более активна и постепенно вытесняет «лесные» растения, особенно в том случае, если растительность подвергается ощутимому влиянию деятельности человека.

Гипотеза гибридного происхождения *U. dioica* позволяет удовлетворительно объяснить ряд фактов. Во-первых, объяснение получает широкий полиморфизм *U. dioica*, в том числе и наличие переходных форм к предковым видам, причем становится понятным, почему наиболее сильно варьируют именно опушение и форма листа — ведь как раз по этим признакам различаются *U. sondenii* и *U. galeopsifolia.* Во-вторых, как уже отмечалось, становятся понятными имеющиеся различия между *U. dioica* из рудеральных мест и из естественных фитоценозов. В-третьих, находит объяснение тот факт, что *U. dioica* преимущественно тетраплоид, а его ближайшие родственники — *U. galeopsifolia* и *U. sondenii* — диплоиды.

---

[3] «Первичное» происхождение, по-видимому, имеют и своеобразные растения без жгучих волосков на листовой пластинке из окрестностей Wicken Fen (Великобритания), которые подробно изучили A. Pollard, D. Briggs (1982).

Весьма интересно рассмотреть взаимоотношения евразиатских и североамериканских представителей подсекции. Как уже указывалось, в новейших исследованиях принята широкая трактовка последних (Bassett et al., 1974; Woodland, 1982; Woodland et al., 1982), однако другими авторами признавалось значительно бо́льшее число таксонов видового ранга (Fernald, 1926; Stern, 1943; Rydberg, 1954). Впрочем, и авторы, придерживающиеся широкого понимания объема вида (Woodland et al., 1982), смогли «на глаз» выделять эти таксоны, по крайней мере типичные формы, а вывод о непризнании их как видов делали на основании наличия переходных форм и результатов экспериментов по искусственному скрещиванию. Во всяком случае, фактом остается значительный полиморфизм североамериканских таксонов.

Следует отметить, что все североамериканские представители подсекции — однодомные, тогда как все евразиатские — двудомные растения. В то же время наблюдается поразительное сходство по другим признакам пар евразиатских и североамериканских видов (или по крайней мере морфологических типов, когда-либо признававшихся видами), что бросается в глаза и было замечено рядом исследователей (Fernald, 1926; Selander, 1947; Woodland, 1982). Так, *U. holosericea* сходен с *U. galeopsifolia* и *U. pubescens*; *U. gracilis* s. str., особенно с северо-восточного побережья Северной Америки, — с *U. sondenii*, причем настолько, что они иногда объединялись (Selander, 1947); растения, описывавшиеся как *U. lyalii*, очень напоминают по форме листа *U. platyphylla*, а *U. viridis* — *U. angustifolia*.

В принципе можно предположить, что каждая пара имела общего предка, а затем, по каким-либо причинам, все евразиатские таксоны стали двудомными, а североамериканские — остались однодомными растениями (двудомность, очевидно, вторична). Однако такое предположение заставляет отнести формирование подсекции чуть ли не к меловому периоду, к тому же не вполне ясны причины одновременного перехода разных видов к двудомности. Более логично, с нашей точки зрения, иное объяснение имеющихся фактов.

Очевидно, проникновение представителей подсекции в Северную Америку произошло на ранних стадиях ее эволюции, не позднее миоцена. В дальнейшем развитие евразиатской и североамериканской «ветвей» подсекции происходило относительно независимо, но привело к очень сходным результатам. В этом мы видим проявление закона гомологических рядов Н. И. Вавилова, а также определенную «канализованность» процессов морфологической эволюции. В объяснении изложенных фактов может быть применена и концепция Б. М. Медникова (1987) о дискретной адаптивной норме (ДАН).

ДАНы — это адаптивные нормы (АН), в понимании И. И. Шмальгаузена (1968), резко отличающиеся друг от друга, хотя и не всегда с гиатусом, по морфологическим признакам. Один и тот же вид может быть в зависимости от внешних условий представлен одним, двумя и более ДАНами. Способность к их формированию наследственна и высокогомологична; сходные АН возникают у разных видов на той же генетической основе, которая была унаследована от предкового вида. В случае стабильных условий внешней среды, когда из поколения в поколение воспроизводится одна и та же АН, невостребованные варианты генетических программ выходят из-под контроля отбора и в них накапливаются мутации, приводящие к потере способности к модификации. Вид из поливалентного становится моновалентным (Медников, 1987 : 17).

Очевидно, гипотетический исходный представитель подсекции был слабо специализирован и обладал несколькими ДАНами, проявлявшимися у него в зависимости от условий среды. Затем, после разделения евразиатской и североамериканской линий развития подсекции, в условиях возрастающей дифференциации климата эволюция как той, так и другой шла путем закрепления генетической программы одного ДАНа и потерей других, т. е. превращения видов из поли- в моновалентные. Это и привело к параллелизму в морфологических особенностях североамериканских и евразиатских крапив, хотя и несколько «смазанному» процессами гибридизации.

Что же касается различий в двудомности и однодомности, то, скорее всего, исходный вид подсекции был однодомным (как и большинство крапив), а затем, по пока неясным причинам, евразиатская ветвь развития подсекции на ранних стадиях дифференциации перешла к двудомности. Возможен, правда, и обратный вариант; однодомность североамериканской линии в этом случае — вторичный возврат к исходному типу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельтман Д. В. Род *Urtica* (*Urticaceae*) во флоре Восточной Сибири и Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1983а. Т. 68, № 2. С. 194—207. — *Гельтман Д. В.* Род крапива (*Urtica* L.) в СССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1983б. 22 с. — *Гельтман Д. В.* Систематическая и эколого-географическая характеристика видов из родства *Urtica dioica* (*Urticaceae*) во флоре СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 11. С. 1480—1490. — *Гиляров М. С.* Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой растительности // ДАН СССР. 1951. Т. 79, № 4. С. 669—671. — *Гуман М. А.* Антропогенные изменения растительности юга Псковской области в голоцене (по палинологическим данным) // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 10. С. 1415—1429. — *Дорофеев П. И.* *Urtica* L. // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 2. С. 48—51. — *Клеопов Ю. Д.* Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183—256. — *Медников Б. М.* Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 15—26. — *Миняев Н. А.* Сибирские таежные элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. С. 50—92. — *Никитин В. В.* Сорная растительность Туркмении. Ашхабад, 1957. 581 с. — *Синицын В. М.* Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. Ч. 1. 167 с. — *Тахтаджян А. Л.* К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1635—1653. — *Толмачев А. И.* О флоре острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 104 с. — *Фукарек Ф.*, *Мюллер Г.*, *Шустер Р.* Растительный мир Земли. М.: Мир, 1982. Т. 1. 136 с. — *Цвелев Н. Н.* Полевичка *Eragrostis diarrhena* (Schult.) Steud. — замечательный реликт дельты Волги // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 11. С. 1632—1635. — *Цвелев Н. Н.* Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 6. С. 82—92. — *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1968. 451 с. — *Bassett I. J.*, *Crompton C. W.*, *Woodland D. W.* The family *Urticaceae* in Canada // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52, N 3. P. 503—516. — *Fernald M. L.* *Urtica gracilis* and some related North American species // Rhodora. 1926. Vol. 28, N 334. P. 191—199. — *Pollard A. J.*, *Briggs D.* Genecological studies of *Urtica dioica* L. I. The nature of infraspecific variation in *Urtica dioica* // New Phytol. 1982. Vol. 92, N 3. P. 453—470. — *Rydberg P. A.* Flora of the Rocky Mountains and adjacent plains. 2 ed. New York: Hafner Publ. Co., 1954. 1144 p. — *Selander S.* *Urtica gracilis* Ait. in Fennoscandia // Svensk Bot. Tidskr. 1947. Bd 41, N 2. S. 264—282. — *Stern L. J.* Identification of *Urtica*. New York: Post Institute, 1943. 13 p. — *Willerding U.* Untersuchungen in der Kleinen Jettenhöhle bei Düna Gemeinde Horden, Kreis Osterode am Harz. IV. Ersenzeitliche Pflanzenreste aus der Kleinen Jettenhöhl // Nachr. Niedersachsins Urgesch. 1975. Bd 44. S. 107—112. — *Woodland D. W.* Biosystematics of the perennial North American taxa of *Urtica*. II. Taxonomy // Syst. Bot. 1982. Vol. 7, N 3. P. 282—290. — *Woodland D. W.*, *Bassett I. J.*, *Crompton C.*, *Forget S.* Biosystematics of the perennial North American taxa of *Urtica*. I. Chromosome number, hybridization and palynology // Syst. Bot. 1982. Vol. 7, N 3. P. 269—281.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.43 : 551.762

© 1990

В. А. Самылина

GRENANA — НОВЫЙ РОД СЕМЕННЫХ ПАПОРОТНИКОВ ИЗ ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ

V. A. SAMYLINA. *GRENANA* — A NEW GENUS OF SEED FERNS FROM THE JURASSIC DEPOSITS OF THE MIDDLE ASIA

Описаны растительные остатки, составлявшие прослой «ископаемого сена» в угольном разрезе месторождения Ангрен (УзССР). Совместное захоронение обрывков листьев, купул семян и изолированных семян, общность эпидермальных структур и отсутствие остатков других растений позволяют считать эти органы принадлежащими одному виду растений. Особенности морфологии и строение эпидермы указывают на его принадлежность к семенным папоротникам (*Lyginopteridopsida*). Описан новый род *Grenana* с единственным видом *G. angrenica.*

В 1976 г. Л. Ю. Буданцев передал в мое распоряжение два образца «ископаемого сена», собранных им из отвалов угольного пласта на известном месторождении юрских углей — Ангрене (УзССР). Один из образцов оказался скоплением неполных листьев *Czekanowskia* ex gr. *latifolia* Tur.-Ket. и *Pseudotorellia*, ранее уже известных из этого месторождения. Другой образец представляет собой скопление растительных остатков, прежде вообще не известных. Среди них преобладают обрывки листьев, линейные или дихотомически рассеченные на узкие сегменты. Внешне эти остатки чрезвычайно похожи на обрывки листьев *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer. Вместе с ними (но в меньшем количестве) встречаются своеобразные чашевидные структуры, принимаемые мною за купулы семян, и семена. Последние все одинаковые. Каких-либо других растительных остатков в данном образце не встречено. Поскольку все упомянутые растительные остатки сохранились в виде фитолейм, удалось с помощью кутикулярного анализа изучить их эпидермальное строение. Оказалось, что эпидерма и стерильных, и фертильных листоподобных остатков одинакова. Близка к ней и эпидерма кожуры семян. По-видимому, обсуждаемый образец является частью монодоминантного захоронения растений одного вида, составлявших в прижизненном состоянии чистые заросли. Сходных растительных остатков в палеоботанической литературе найти не удалось, поэтому ниже ангренское растение выделено в новый род — *Grenana*. Он отнесен мною к семенным папоротникам.

Семенные папоротники (класс *Lyginopteridopsida*) были широко распространены на Земле в палеозое, особенно в карбоне и перми, в триасе они заметно сокращают свое разнообразие. В юрском периоде семенные папоротники уже не играют сколько-нибудь заметной роли в растительности и входят в состав далеко не каждой флоры. В среднеюрской флоре Ангрена они до сих пор не были известны (Сикстель, 1953; Гомолицкий и др., 1981). Стоит упомянуть еще и о том обстоятельстве, что юрские роды, относимые к семенным папоротникам, включаются в эту группу в определенной мере условно, так как известны преимущественно только по листьям. Поэтому находка в Ангрене листьев и семян вместе, хотя и не в органической связи, но при достаточно убедительных, с моей точки зрения, данных, что они принадлежали одному растению, чрезвычайно интересна.

При описании эпидермы изученных растительных остатков использовались термины, выработанные для характеристики эпидермальных структур листьев гинкговых и чекановскиевых (Самылина, Киричкова, 1970). Коллекция хранится в БИН АН СССР под № 813.

Фотографии к статье выполнены Г. И. Петровой (БИН АН СССР) и Б. Т. Шапковым (ЛАФОКИ). Микрографии на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-35C выполнены в БИН АН СССР Н. В. Ченцовой. Всем названным лицам, а также Л. Ю. Буданцеву, передавшему материал для исследования, автор выражает искреннюю благодарность.

Класс *Lyginopteridopsida* (*Pteridospermae*) — семенные папоротники

Род **Grenana Samyl. gen. nov.**

Тип рода: **Grenana angrenica Samyl. sp. nov.**

Диагноз. Листья дихотомически рассечены на узкие сегменты, амфистоматные, с эпидермой птеридоспермового типа. Устьица располагаются довольно четко выраженными рядами, ориентированы беспорядочно. Основные клетки эпидермы также располагаются рядами, ориентированными по длине сегментов. Семена в сплющенном состоянии широкоовальные, с коротко оттянутым микропилярным концом и очень короткой широкой ножкой. Основные клетки эпидермы семени короткие, 4—5-угольные, имеют тенденцию располагаться рядами. Устьица распределены более или менее равномерно по всей поверхности семени, ориентированы беспорядочно. Семена сидели на концах сегментов и были окружены невысокой чашевидной купулой.

Обоснование выделения рода и его систематическое положение. Как уже отмечалось выше, обсуждаемые здесь растительные остатки рассматриваются как принадлежащие одному растению на основании совместного захоронения, идентичности в строении эпидермы, а также отсутствии примеси других растений. Первоначально дихотомически рассеченные обрывки листьев были приняты за остатки листьев *Czekanowskia* ex gr. *rigida*. Однако абсолютное несходство их эпидермы с таковой листьев чекановскиевых, а также наличие семеносных окончаний сегментов исключает родство с классом *Czekanowskiopsida*.

Расположение семян на листьях и признаки эпидермального строения последних, прежде всего устьиц и устьичных комплексов, указывают на принадлежность этого растения семенным папоротникам. Среди юрских семенных папоротников преобладают перисторассеченные, с довольно широкими перышками, с перистым жилкованием (*Cycadopteris*, *Pachypteris*, *Thinnfeldia*, *Turketia* и др.). Дихотомически рассеченные на узкие сегменты листья, напоминающие листья чекановский или сильно рассеченные листья гинкго, среди юрских семенных папоротников мне не известны. Подобные листья довольно обычны в более древних — триасовых и пермских — отложениях: *Dichophyllum*, *Doliostomia*, *Kirjamkenia*, *Mauerites* и др. (Мейен, 1987). Однако ни один из них не был встречен с купулами на концах сегментов и подобными семенами. Это дает основание выделить ангренский семенной папоротник в самостоятельный род. Название рода является анаграммой названия угольного месторождения Ангрен.

Grenana angrenica Samyl. sp. nov.

(табл. I—III, рис. 1, 2)

Голотип: БИН АН СССР, Ленинград, обр. 813/1 N 13, Средняя Азия, УзССР, угольное месторождение Ангрен, ангренская свита, средняя юра.

Описание. Довольно большой образец рыхлого «ископаемого сена» (более 100 г) является скоплением преимущественно небольших обрывков листьев, в меньшей степени — семян. Наиболее крупные обрывки листьев обычно не превышают 2.5 см в длину. Большая их часть представляет собой узкие параллельнокрайние или дихотомически рассеченные сегменты. Очевидно, это части дихотомически рассеченных листьев, однако их размеры и строение в целом реконструировать пока не представляется возможным из-за обрывочности материала. Ширина сегментов как простых, так и дихотомически рассеченных варьирует от 0.8 до 4 мм. Это дает основание предположить, что листья были довольно крупными, многократно рассеченными и их сегменты утончались по направлению к верхушке листа. Найдены несколько конечных сегментов с сохранившимися верхушками, они чуть приострены.

Листья амфистоматные. Устьица сильно погружены, ориентированы беспорядочно, окружены 5—6 побочными клетками, образующими кольцо или широкий овал. У части устьиц все или почти все побочные клетки несут по крупной проксимальной папилле. Наряду с ними в пределах того же участка эпидермы встречаются устьица, побочные клетки которых имеют слабо выраженные проксимальные папиллы или вообще их не имеют. В любом случае устьица или целиком прикрыты выпячиванием побочных клеток, или слабо экспонированы. Исследования кутикулярных пленок на СЭМ изнутри показали, что устьица по своему строению близки таковому устьиц гинкго, а именно их экваториальная зона гораздо шире полярных концов и они имеют более или менее ровный кутикулярный слой. Такие устьица свойственны и большинству листьев семенных папоротников. Устьица слагают довольно четко прослеживаемые ряды.

Основные клетки эпидермы имеют ровные, прямые или чуть изогнутые стенки. Они также образуют ряды, ориентированные по длине сегмента. Часть основных клеток эпидермы несут папиллы. Частота устьиц и форма основных клеток у узких и широких сегментов несколько отличаются.

У наиболее широких сегментов (табл. II, *1*) устьичные ряды распределены более или менее равномерно по всей поверхности сегмента, а сами устьица в ряду расположены довольно редко. Основные клетки в устьичных рядах короткие, часто почти изодиаметрические, встречаются и короткие цепочки сплюснутых клеток. Между устьичными рядами клетки также преимущественно короткие, но обычно прямоугольные. Удлиненные клетки редки.

У узких сегментов устьичные ряды распределены неравномерно. На полной развернутой кутикулярной пленке видно (табл. I, *5*), что на одной из ее половинок устьичные ряды разреженные, а устьица в них редкие. Наоборот, на другой половинке устьичные ряды расположены довольно часто, иногда даже сближены по двое, а сами устьица в рядах расположены близко друг к другу. Основные клетки в устьичных рядах у узких сегментов тоже преимущественно короткие, но изодиаметрические клетки среди них встречаются нечасто, а основные клетки между устьичными рядами удлиненные, в том числе узкие их формы. Между этими крайними формами прослеживаются постепенные переходы.

Создается впечатление, что наиболее широкие сегменты соответствуют нижней части листьев и в прижизненном состоянии были округлыми или почти округлыми, а по мере продвижения к верхушке листа сегменты становились у́же и уплощались. Скорее всего, именно это определяет разницу в частоте и распределении устьиц между широкими и узкими формами сегментов.

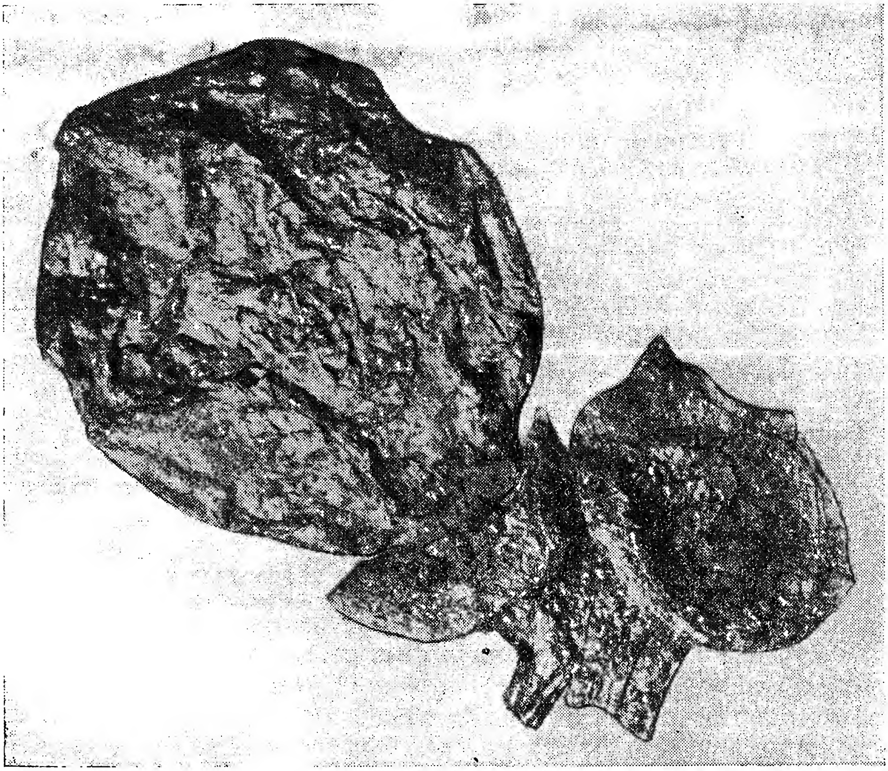


Рис. 1. Коллаж из спаренных купул (обр. 813/1 № 38) и семени (обр. 813/1 № 40), ×11.

На фитолеймах сегментов листьев видна продольная тонкая струйчатая штриховатость, видимо, отражающая топографию эпидермы. Жилкование на поверхности сегментов обычно не проявляется, очевидно, из-за того, что они были довольно толстыми, а жилки были глубоко погружены в ткань. На одной из просветленных фитолейм видно, что в конечные наиболее узкие сегменты входило по одной жилке. Соответственно сегмент предыдущего порядка имел две жилки.

Среди описанных листовых остатков встречаются конечные сегменты, верхушки которых видоизменены и образуют неглубокое конусовидное расширение с не всегда ровными краями. Донышко этого образования более плотное по сравнению с окружающими его бортиками и за счет более сильной углефикации обычно пронизано неупорядоченными трещинами. Эти структуры здесь рассматриваются как купулы семян. Диаметр купул у их верхнего края около 4.5 мм. Наряду с одиночными (табл. III, *2—6*) встречаются и спаренные купулы, сидящие на концах раздвоенной верхушки сегмента (табл. III, *1*, *7—12*). Большая часть купул встречена в сплюснутом состоянии и похожа на диски. В одном случае (табл. III, *10—12*) спаренные купулы имеют почти вертикальные бортики. Скорее всего, такими они и были на живом растении и охватывали основания еще не вполне зрелых семян. По мере созревания и опадания семян купулы, по-видимому, уплощались.

Семена, встреченные в том же образце, в сплющенном состоянии широкоовальные, с коротко оттянутым микропилярным концом и короткой широкой ножкой, так что были почти сидячими; их размеры 7—9×5—7 мм. Ширина ножки примерно соответствует диаметру уплотненного донышка купул.

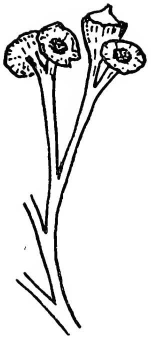


Рис. 2. Реконструкция части генеративного листа.

При мацерации кожуры семени легко отделяется кутикулярная пленка. Эпидерма семени состоит из коротких, обычно почти изодиаметрических 4—5-угольных клеток неправильной формы. Клетки имеют тенденцию располагаться рядами. Между основными клетками эпидермы располагаются беспорядочно ориентированные устьица, аналогичные таковым на листьях. Побочные клетки устьиц в количестве 5—7 образуют почти правильное кольцо и несут по проксимальной папилле; при этом вход в устьичную ямку почти полностью прикрыт. В целом эпидерма семени очень близка таковой широких сегментов листьев.

Кожура семян образует неправильные складки и неплотно прилегает к собственно семени, по-видимому, из-за разной степени усыхания. При нарушении целостности кожуры семена легко из нее выпадают. Они объемные, темные, сильно углефицированные, в основании почти округлые, в верхней части ребристые (с тремя? ребрами). Предполагается дальнейшее их изучение.

Представление о том, как могли выглядеть купулы вместе с семенами перед их опаданием, дает коллаж на рис. 1. Рис. 2 представляет собой попытку реконструировать генеративную часть листа описанного растения.

Замечания. Сдвоенные купулы живо напоминают молодые стробилы современного гинкго с двумя семязачатками. На сходство с сильно рассеченными листьями гинкго, характерными для древних видов этого рода, наводит и предполагаемая форма листьев обсуждаемого семенного папоротника. Все это вместе позволяет предположить, что *Grenana* является реликтом той эволюционной линии семенных папоротников, от которой в начале триаса (или в конце перми) отделилась новая эволюционная ветвь, приведшая к образованию самостоятельной группы голосеменных — *Ginkgoopsida*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гомолицкий Н. П., Худайбердыев Р. Х., Юнусов З. К. Материалы к юрской флоре Ангрена // Палеоботаника Узбекистана. Ташкент, 1981. Т. III. С. 3—69. — *Мейен С. В.* Основы палеонтологии. М.: Недра, 1987. 404 с. — *Самылина В. А., Киричкова А. И.* Строение эпидермы листьев чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии // Палеонтол. журн. 1970. № 4. С. 95—101. — *Сикстель Т. А.* Материалы к познанию юрской флоры угольного месторождения Ангрен // Тр. Ин-та геологии АН УзССР. 1953. № 7, вып. 2. С. 41—66.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

УДК 551.781.4 571.66

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

Л. Ю. Буданцев

НАХОДКА ЛИСТЬЕВ *MACCLINTOCKIA KOVATSCHENSIS* В ЭОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

L. YU. BUDANTZEV. THE FINDING OF LEAVES OF *MACCLINTOCKIA KOVATSCHENSIS* IN THE EOCENE DEPOSITS OF THE WESTERN KAMCHATKA

Ископаемые остатки листьев искусственного рода *Macclintockia* встречаются в отложениях позднего мела и палеогена по всему Северному полушарию. Попытки установления систематического положения этого рода среди цветковых растений пока не удаются. Здесь рассматривается видовой состав рода, распространение его видов в палеофлорах разного возраста и эколого-таксономического облика. Описан новый вид по многочисленным остаткам листьев в морских слоях позднего эоцена на западе Камчатки.

Одним из наиболее загадочных таксонов цветковых растений позднемеловой и палеогеновой флоры до сих пор остается искусственный род *Macclintockia* Heer. Около десятка более или менее хорошо различимых видов этого рода известны в Гренландии, на Шпицбергене, севере Западной Европы, Украине, в Центральном Казахстане, Западной Сибири, на Северном Урале, в Якутии, на Новосибирских о-вах, северо-востоке СССР, северо-западе Северной Америки. Теперь присутствие одного из видов *Macclintockia* впервые установлено в позднем эоцене западной Камчатки. Камчатская находка отличается исключительной полнотой и сохранностью материала.

Род *Macclintockia* описан O. Heer в 1868 г. по остаткам листьев из палеоценовых отложений западной Гренландии. Для рода характерны «folia coriacea, petiolata, apice plerumque dentata, nervis longitudinalibus 3—7 acrodromis, areis evidenter reticulatis» (Heer, 1868; 114). В состав нового рода Heer первоначально включил 3 вида: *M. dentata* Heer, *M. lyallii* Heer, *M. trinervis* Heer. Первые два вида имеют общие признаки пальчато-камптодромного жилкования с 5—7 базальными жилками, достигающими верхушки листа, но для *M. lyallii* обычны преимущественно цельнокрайные листья. У *M. trinervis* листья с 3 камптодромными жилками и зубчатым краем в верхней половине пластинок. У всех видов листья более или менее узкоэллиптической формы, суженные к основанию и заостренные на верхушке. Типична тонкая плотная сеть жилок с угловатыми замкнутыми ячейками, заполняющая арену между жилками 2-го и 3-го порядков.

Своеобразная архитектура листьев *Macclintockia* не позволила Heer уверенно отождествить их ни с одним из современных родов цветковых растений. Он отметил некоторое сходство листьев макклинтокий с филлодиями *Acacia*, которые, однако, цельнокрайные, короткочерешковые. Редкозубчатые с плотной сетью жилок последнего порядка листья присущи некоторым видам протейных из родов *Hakea*, *Banksia*, *Dryandra*, *Grewillea*, хотя они отличаются отсутствием боковых базальных жилок и вытянутыми вдоль, а не округленными, как у *Macclintockia*, ячейками сети жилок в интеркостальной зоне. Heer посчитал возможным с некоторым сомнением поместить вымерший род в сем. *Proteaceae*. Через год он снова вернулся к вопросу о возможном систематическом положении *Macclintockia*; на этот раз он сравнил *Macclintockia*, особенно *M. trinervis*, с современным *Cocculus laurifolius* DC. и предположил, что вымерший род относится к сем. *Menispermaceae* (Heer, 1869).

Вскоре остатки листьев *Macclintockia* были обнаружены в позднемеловых отложениях свит Атане и Патут на западе Гренландии. Они описаны Heer как *M. cretacea* Heer и *M. appendiculata* Heer по весьма фрагментарному материалу (Heer, 1882, 1883). Здесь *Macclintockia* рассматривается уже в сем. *Urticaceae*, как это предложили G. Saporta и A.-F. Marion в 1878 г. Эти авторы описали новый вид *M. heersiensis* Sap. et Mar. из палеоценовых слоев Гелиндена в Бельгии и, сравнив его с современными видами рода *Pilea* из сем. *Urticaceae*, отнесли род *Macclintockia* к этому семейству (Saporta, Marion, 1878).

Тут следует сделать отступление и рассмотреть еще одну находку листьев из палеоценовых отложений Гренландии, описанную Heer одновременно с *Macclintockia* как *Daphnogene kanii* Heer. Этот вид характеризуется «foliis coriaceis, oblongis, latitudine quadruplo longioribus, apicem attingentibus; petiolo cylindrico, apice incrassato» (Heer, 1868: 112) и отличается от видов *Macclintockia* более крупными листьями с цельным краем, мощными черешками, образующими расширенный узел в месте их вхождения в пластинку. Но детали жилкования, особенно 2—4-го порядков, практически идентичны таковым у *Macclintockia*. Heer не пытался подробно сравнивать эти таксоны, считая их вполне самостоятельными. Он лишь отметил, что *M. trinervis* напоминает *Daphnogene kanii*, но имеет зубчатые листья (Heer, 1868: 116).

Поместив *Daphnogene kanii* в сем. *Lauraceae*, Геер указал все же на определенное сходство этого вида с некоторыми современными родами из семейств *Myrtaceae*, *Melastomaceae*, *Menispermaceae* (все тот же *Cocculus laurifolius*).

Несколько лет спустя Saporta и Marion обнаружили остатки листьев, сходных с *Daphnogene kanii*, в палеоценовых отложениях Гелиндена (Saporta, Marion, 1873). Несмотря на посредственную сохранность и неполноту гелинденского материала, они отождествили эту и арктические находки, предложив новую комбинацию *Cocculus kanii* (Heer) Sap. et Mar. Heer согласился с такой трактовкой своего вида, но отнес его к искусственному роду *Cocculites* (*Cocculites kanii* Heer, 1874, 1883). Saporta и Marion также не обратили внимания на очевидное сходство *Daphnogene* (*Cocculus*, *Cocculites*) *kanii* и *Macclintockia*.

Таким образом, до конца прошлого века существовала точка зрения о таксономической самостоятельности *Daphnogene* (*Cocculus*, *Cocculites*) *kanii*, с одной стороны, и *Macclintockia* — с другой. Незамеченным осталось мнение W. Schimper о принадлежности *Daphnogene kanii* роду *Macclintockia*. Комбинация «*M. kanii* (Heer)» была помещена, к сожалению, лишь в подписях к иллюстрациям его труда, тогда как в тексте систематической части этот вид рассматривается в понимании Heer (Schimper, 1874).

Остатки листьев, сходных с *Macclintockia*, были известны в западноевропейской ископаемой флоре и ранее первых арктических находок. Так, O. Weber в 1852 г. описал из олигоцена Квегштейна (Quegstein) близ Бонна отпечаток трехнервного цельнокрайного листа как *Majanthemophyllum petiolatum* Web. (Weber, 1852). Этой находкой воспользовался много позже H. Weyland, высказав мысль о приоритетности этого родового названия для видов *Macclintockia* (Weyland, 1948). Его мнение подробно рассмотрел B. Koch (1963), который справедливо указал на необоснованность такого предложения, так как род *Majanthemophyllum* установлен по единичной находке неполного листа, не имеющего большинства диагностических признаков *Macclintockia*. Кроме того, ни у Weber, ни у Weyland не было уверенности в принадлежности *Majanthemophyllum* однодольным или двудольным растениям.

В середине 30-х годов нашего столетия A. Seward и V. Conway при ревизии палеоценовой флоры Гренландии на основе дополнительных материалов впервые обосновали принадлежность *Daphnogene kanii* роду *Macclintockia* (Seward, Conway, 1935). Они установили, что Heer располагал неполным листовым материалом по *Daphnogene kanii* и поэтому неверно указал на исключительную цельнокрайность листьев и закругленность их верхушек. Это отразилось на реконструкции полного листа *D. kanii*, приведенного Heer (1868, табл. 14, фиг. 1). Seward и Conway обнаружили среди типичных листьев *D. kanii* экземпляры с зубцами в верхней половине пластинок. Это послужило основанием для объединения «цельнокрайных» *D. kanii* с зубчатыми *Macclintockia trinervis* в рамках одного вида — *M. kanii* (Heer) Sew. et Conw. Эта комбинация получила признание и прочно вошла в палеоботаническую литературу. Интересно отметить, что Seward и Conway, поместив *M. kanii* в сем. *Urticaceae* (?), другой вид — *M. lyallii* — отнесли к группе Dicotyledonae incerte sedis, отметив некоторое сходство этого вида с современными малайскими видами рода *Melaleuca* из сем. *Myrtaceae*.

В основательной монографии по палеогеновой флоре Гренландии Koch (1963) подробно рассмотрел вопрос об объеме *M. kanii*. Он высказал сомнение в правомерности присоединения к *M. kanii* другого вида — *M. trinervis*, так как эти виды не встречены в совместном захоронении, а встречаются раздельно. Кроме того, Koch установил наличие полностью цельнокрайных листьев у *M. kanii*. Тем не менее он признал объем вида *M. kanii* в понимании Seward и Conway. Koch настойчиво доказывал, что листья *Macclintockia* не были кожистыми, а имели бумажистую текстуру, свойственную растениям умеренной флоры. В качестве одного из доказательств он привел находку кутикулы на одном из образцов, тонкую, пленчатую, без структуры. Однако отпечатки листьев из других местонахождений на Украине, в Казахстане, Якутии и на Камчатке убедительно показывают, что листья *Macclintockia* имели плотную кожистую текстуру, как и указано Heer в диагнозах рода в целом и *Daphnogene kanii*.

По мере изучения кайнофитовой палеофлоры ареал рода *Macclintockia* все более расширялся. А. Н. Криштофович (1933) описал остатки листьев *M. trinervis* и *M. lyallii* в позднемеловой флоре с р. Лозьва на Северном Урале. Ф. А. Станиславский (1956) привел многочисленные отпечатки листьев *M. excellens* (Eichw.) Stanisl. из эоцена Украины (Рудня Барановская, Кременка, Осиновка). Как и у типового вида, украинские листья могут быть полностью цельнокрайными или с единичными зубцами в верхней половине пластинок. Из эоценовых кварцевых песчаников Павлодарского Прииртышья в Казахстане (Такырсор) мною описано около 30 преимущественно мелких трехнервных листьев *M. irtyschensis* Budants. в составе жестколистной субтропической флоры с пальмой *Sabal* и рядом других теплолюбивых растений (Буданцев, 1957). К *M. lyallii* И. В. Лебедев (1962) отнес отпечаток листа с 7 базальными жилками и зубчатым у верхушки краем из верхнемеловых отложений Западной Сибири (д. Симонова на р. Чулым). В. А. Вахрамеев (1966) обнаружил листья *M. ochotica* Vachr. в богатом туронском комплексе растений на севере Камчатки (мыс Валижген). Этот же вид найден Вахрамеевым в раннекомпанской флоре в бухте Угольной на Чукотском п-ове. Отсюда же описан еще один вид — *M. sibirica* Vachr. Оба названных вида, к сожалению, до сих пор не описаны монографически. В бассейне р. Вилюй в слоях позднемеловой чиримыйской свиты из разных местонахождений мною описано более 150 отпечатков мелких листьев с 3—5 базальными жилками, принадлежащих *M. borealis* Budants. Здесь макклинтокия встречена в составе богатой континентальной умеренно теплой флоры с большим числом папоротников, хвойных и цветковых растений (Буданцев, 1968). В туронской флоре Новосибирских о-ов (Свешникова, Буданцев, 1969) установлены два вида *Macclintockia* — *M. deccurens* Budants. et Sveshn. и *M. neosibirica* Budants. et Sveshn., найденных среди отпечатков разнообразных хвойных и крупнолистных цветковых.

В Северной Америке остатки *Macclintockia* известны как в позднемеловой, так и палеогеновой флорах. На Аляске в сеномано-туронских слоях свит Кальтаг и Мелози встречены *M. alaskana* Hollick и *M. electilis* Hollick с мелкими 5-нервными листьями, цельнокрайными у *M. alaskana* и зубчатыми у *M. electilis*. Хорошие экземпляры описаны J. Wolfe (1968, 1977) из эоцена Аляски и бассейна Грин Ривер (штат Вашингтон) как *M. pugetensis* Wolfe. Он верно отметил сходство этого вида с *M. kanii*. Посредственной сохранности листья типа *M. kanii* описал E. Berry (1926) из палеогена Kitsilano в Британской Колумбии. Еще один вид *M. chignikensis* Hollick с р. Чигник на п-ове Аляска (Hollick, 1930) из-за плохой сохранности представляется весьма сомнительным.

К остаткам листьев, принадлежность которых к р. *Macclintockia* не удается доказать, относятся *M. sachalinensis* Krysht. из меловых слоев пади Тымовской на Сахалине (Криштофович, 1920). Отсюда описан мелкий 5-нервный лист с городчатым краем. Криштофович позднее (1938) отнес эту находку к *Querensia angulata* (Newb.) Krysht., а В. А. Красилов (1979) поместил ее в *Trochodendroides sachalinensis* Krysht. В этой же работе Красилов описал как *M. kanii* несколько неполных мелких цельнокрайных листьев с 3—5 базальными жилками, встреченных в позднемеловой бошняковской флоре с р. Августовка на западе Сахалина. Сахалинские листья, однако, отличаются от *M. kanii* как по величине, так и по форме пластинок.

Резюмируя сказанное, можно уверенно полагать, что род *Macclintockia* является типичным широко распространенным представителем флоры эпохи раннего кайнофита (верхний альб—эоцен), практически не преодолевшим ее верхнего возрастного предела. Анцестральные виды этого рода входили, по-видимому, в ядро ранних цветковых растений, широкое расселение которых началось в конце нижнего мела.

По данным многих авторов (Brown, 1962; Koch, 1963; Wolfe, 1968), местообитаниями *Macclintockia* были преимущественно морские побережья или низкие прибрежные равнины. С этим согласуются и находки *Macclintockia* на Камчатке в морских слоях ковачинской свиты. Возможно, именно приуроченность к побережьям и послужила быстрому и широкому расселению видов этого рода. А сравнительное однообразие биотопов способствовало сохранению стабильности морфологического строения их листьев.

Внезональным распространением *Macclintockia* можно объяснить присутствие видов этого рода как в умеренных и умеренно теплых древнеарктических — тулеанских и берингийских, так и в субтропических или теплоумеренных флорах гелинденско-полтавского типа.

На Западной Камчатке многочисленные остатки листьев *Macclintockia*, как уже говорилось, встречены в преимущественно морских слоях ковачинской свиты, датированных поздним эоценом. Собранный нами материал происходит из нескольких местонахождений в нижнем течении р. Напана к югу от пос. Седанка и в бассейне р. Майнач в Тигильском р-не.

Остатки листьев в основном хорошей сохранности заключены в плотных светло-серых плитчатых глинах и кремнистых конкрециях. На р. Напана вместе с *Macclintockia* обнаружено большое число остатков других растений. Они включают морские водоросли, сходные с современной *Enteromorpha*, линейные листья типа *Posidonia*, разнообразные хвойные из семейств *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*. Цветковые представлены также формами с крупными, часто кожистыми листьями, которые можно сравнить с некоторыми современными таксонами из семейств *Moraceae*, *Euphorbiaceae*, *Sapindaceae*, *Sterculiaceae*, *Fabaceae*, *Tiliaceae*, *Betulaceae* (?). Систематическое положение этих и других растений в настоящее время уточняется.

В сукцессионном ряду палеогеновых камчатских флор комплекс растений с р. Напаны (седанский комплекс), в состав которого входит *Macclintockia*, стоит несколько особняком. Близкая по возрасту флора иргирнинской и кинкильской свит в Паланском р-не Западной Камчатки относится целиком к мезофильно-умеренному типу с господством видов из родов *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Nelumbo*, *Cercidiphyllum*, *Platanus*, *Quercus*, *Castanea*, *Alnus*, *Ulmus*, *Broussonetia*, *Carya*, *Alangium*, *Tilia* и др. Более древняя, среднеэоценовая флора чемурнаутского типа на северо-западе Камчатки имела теплоумеренный, возможно, субтропический характер. В ее составе многочисленны папоротники из родов *Osmunda*, *Onoclea*, *Woodwarsia*, *Dennstaedtia*, *Asplenium*, бедные по составу хвойные, в основном *Metasequoia* и *Taxodium*, пальма *Sabal*, разнообразные древесно-кустарниковые двудольные из семейств *Magnoliaceae*, *Lauraceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Hamamelidaceae*, *Platanaceae*, *Ulmaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Myrtaceae*, *Fabaceae*, *Anacardiaceae*, *Cornaceae* и др. Среди остатков растений чемурнаутской флоры не встречено, однако, практически ни одного общего с седанской флорой таксона, хотя эти флоры вполне сравнимы по участию в них термофильного элемента.

Синхронными седанской флоре являются пока еще слабо изученные редкие комплексы ископаемых растений с островов Беринга (Командорские о-ва) и Карагинского. По имеющимся у меня собственным и переданным для обработки остаткам растений с о-ва Беринга прослеживается некоторое физиологическое их сходство с седанскими, особенно в группе хвойных. Отпечатки побегов и листьев на упомянутых островах также происходят из морских слоев. На о-ве Карагинском обнаружены фрагменты листьев, напоминающих таковые у *Macclintockia kanii*, но описанные как *Pternandra sabinae* Cheleb. et Akhmet. из сем. *Melastomaceae* (Челебаева, Ахметьев, 1983). Отличительными признаками, по мнению авторов, служат более короткие пластинки с округлым основанием и короткие отогнутые в сторону черешки.

Флора морских побережий как на Западной Камчатке (седанский комплекс), так и на островах восточного побережья дольше, видимо, чем в других местообитаниях, сохраняла термофильный характер и удерживала в своем составе таксоны — дериваты теплолюбивой флоры чемурнаутского типа, развитой в эпоху климатического оптимума среднего эоцена.

Magnoliopsida inc. sed.

Macclintockia Heer

M. kovatschensis Budants. sp. nov.

(табл. I—IV, рисунок)

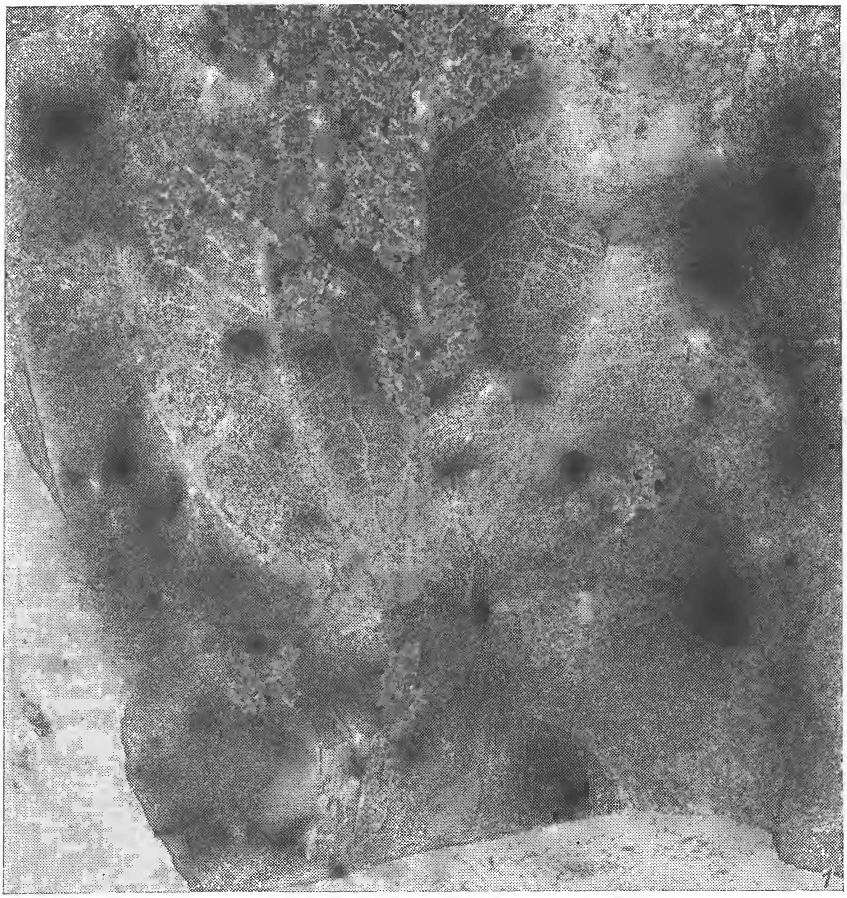
Голотип: отпечаток листа, Западная Камчатка, р. Напана, кол. БИН 960-29, обр. 2534 (табл. I, *1*).

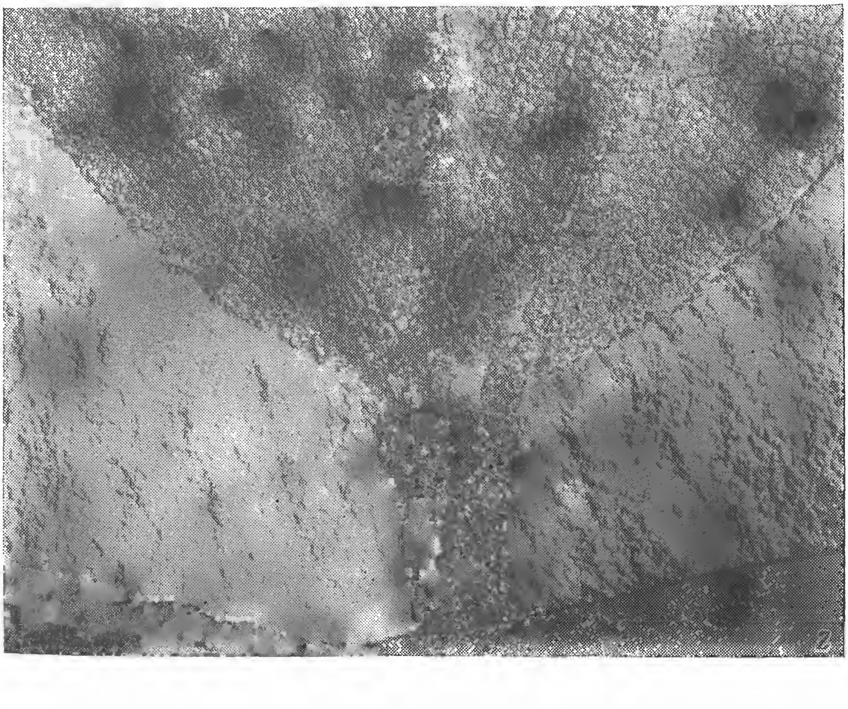
Материал. Около 30 отпечатков целых и фрагментов листьев.

Листья простые, цельные, длинночерешковые, удлиненно-эллиптические. Длина пластинок 65—180 мм, ширина 15—100 мм. Отношение ширины к длине пластинок колеблется от 0.23 до 0.58, отношение длины черешков к длине пластинок — от 0.18 до 0.42. Текстура листьев преимущественно плотная, многие отпечатки покрыты углистой пленкой. По краю листья цельные, лишь на одном экземпляре видны отчетливые ступенчатые зубцы у вершины пластинки (табл. IV, *1*). Основание пластинок от округлых до более или менее округло-клиновидных. Верхушки суженно-закругленные.

Жилкование пальчатое, камптодромное, трехнервное. Базальные жилки отходят от расширенного узла в месте вхождения черешка в пластинку. Центральная жилка прямая, постепенно утончающаяся, достигает вершины пластинки. Боковые базальные жилки плавно дуговидно изогнутые, следуют почти параллельно краю пластинок. В верхней части они соединяются с боковыми ответвлениями центральной жилки и, не прерываясь, заканчиваются у верхушки пластинки. Между базальными жилками часто заметны тонкие дополнительные жилки, быстро теряющиеся в разветвлениях (см. рисунок, *1*). Арена между центральной и боковыми базальными жилками заполнена двойной сетью с крупными угловатыми ячеями, внутренние поля которых заняты плотной сеточкой с 4—5-угольными, замкнутыми ареолами (табл. II, *2*; табл. IV, *2*). С внешней стороны боковых базальных жилок отходят под углом почти прямые ответвления, низкими арками соединенные между собой. Иногда просматривается внешний прикраевой ряд мелких петель.

На камчатских листьях можно проследить все основные диагностические признаки рода *Macclintockia*, особенно *M. kanii*, из типовых местонахождений


1


2

на западе Гренландии. В качестве отличительных признаков *M. kovatschensis* можно указать на преобладание у этого вида цельнокрайных, несколько более широких листьев с округло-клиновидным основанием и суженно-заостренной верхушкой.

К палеогеновому ряду, с *M. kanii* в качестве центрального вида, я склонен отнести *M. trinervis* из палеоцена Гренландии, *M. heersiensis* из палеоцена Гелиндена в Бельгии, *M. excellens* — эоцена Украины, *M. irtyschensis* — эоцена Казахстана, *M. pugetensis* — эоцена бассейна Грин Ривер, штат Вашингтон, США и, возможно, залива Аляска.

Перечисленные виды, в той или иной степени отличаясь по листьям от типовых экземпляров *M. kanii*, обладают общими признаками — эллиптической или узкоэллиптической формой пластинок, более или менее длинным черешком, цельным или резкозубчатым краем, расширенным узлом в месте вхождения черешка в пластинку, от которого отходят 3 основные базальные жилки и несколько тонких вставочных жилок, не достигающих их верхней половины листа. Характерна тонкая сеточка из замкнутых угловатых ареол, выполняющая арену между жилками 2-го и 3-го порядков.

M. kanii является наиболее крупнолистным, а *M. irtyschensis* — мелколистным членами этого ряда. *M. kanii*, *M. trinervis*, *M. pugetensis* входили в состав древнеарктической умеренно теплой флоры или ее дериватов (на Камчатке, северо-западе США), а *M. heersiensis*, *M. excellens*, *M. irtyschensis* — гелинденско-полтавской, преимущественно субтропической флоры.

Систематическое положение рода *Macclintockia* до сих пор остается неясным. Предпринятая мною вслед за другими исследователями попытка сравнить ископаемые остатки с современными таксонами из семейств *Lauraceae* (*Cinnamomum*, *Litsea*), *Urticaceae* (*Boehmeria*, *Pila*), *Menispermaceae* (*Cocculus*), *Melastomaceae* (*Melastoma*, *Pternandra*) и некоторых других не позволяет, однако, уверенно сблизить *Macclintockia* ни с одним из названных таксонов.

Местонахождения. Западная Камчатка, р. Напана, кол. БИН 960-29, обр. № 2500—2503, 2505, 2509, 2510, 2511, 2515, 2516, 2520, 2522, 2524, 2525, 2527, 2529а, 2531, 2534, 2535, 2546, 2547, 2550, 2557, 2565, 2567, 2568, 2570—2573, 2576; р. Майнач, кол. БИН 960-3, обр. № 528. Ковачинская свита, верхний эоцен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. Эоценовая флора Павлодарского Прииртышья // Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 177—198. — *Буданцев Л. Ю.* Позднемеловая флора Вилюйской впадины // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 1. С. 3—16. — *Вахрамеев В. А.* Позднемеловые флоры тихоокеанского побережья СССР, особенности их состава и стратиграфическое положение // Изв. АН СССР. 1966. Сер. геол. № 3. С. 76—87. — *Красилов В. А.* Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с. — *Криштофович А. Н.* О меловой флоре Русского Сахалина // Изв. Геол. ком. 1920. Т. 29, № 3—6. С. 455—501. — *Криштофович А. Н.* Ископаемая флора с р. Лозьвы в Северном Урале с остатками макклинтокий, родственная гренландской // Тр. Всесоюз. геол.-разв. об-ния. 1933. Вып. 291. С. 1—33. — *Криштофович А. Н.* Верхнемеловые растения бассейна реки Колымы // Материалы по изучению Колымско-Индигирского края Дальстроя. 1938. Сер. 1. Геол., геоморфол. Вып. 15. С. 1—25. — *Лебедев И. В.* Верхнемеловые растения // Тр. СНИИГГИМС. 1962. Вып. 22. Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. С. 237—282. — *Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю.* Ископаемые флоры Арктики. 1. Палеозойские и мезозойские флоры Западного Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и острова Новая Сибирь. Л.: Наука, 1969. 129 с. — *Станиславский Ф. А.* Об остатках макклинтокий и возрасте вмещающих их палеогеновых отложений УССР // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 8. С. 1188—1193. — *Челебаева А. И., Ахметьев М. А.* Покрытосеменные *Pittosporaceae* и *Melastomaceae* в эоцене Камчатки и острова Беринга // Палеонтол. журн. 1983. № 1. С. 120—127. — *Berry E. W.* Tertiary floras from British Columbia // Can. Nat. Mus. Bull. 1926. N 42. P. 91—116. — *Brown R. W.* Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains // U. S. Geol. Surv.

Macclintockia kovatschensis, кол. БИН 960-29.

1 — нижняя половина листа, обр. 2529а; *2* — фрагмент основания листа, обр. 2520, ×3 (см. табл. III, *1*).

1962. Prof. Pap. Vol. 375. 119 p. — *Heer O.* Die fossile Flora der Polarländer. 1. Fossile Flora von Nordgrönland. Zürich, 1868. S. 78—129. — *Heer O.* Contributions to the fossil flora of North Greenland // Phylosoph. Transact. Roy. Soc. London, 1869. Col. 159. P. 445—488. — *Heer O.* Nachträge zur miocenen Flora Grönlands // Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 1874. Bd 13, N 2. 29 S. — *Heer O.* Die fossile Flora Grönlands. 1. Zürich, 1882. 112 S. — *Heer O.* Die fossile Flora Grönlands. 2. Zürich, 1883. 275 S. — *Hollick A.* The Upper Cretaceous flora of Alaska // U. S. Geol. Surv. 1930. Prof. Pap. Vol. 156. 123 p. — *Koch B. E.* Fossil plants from the Lower Paleocene of the Agatdalen (Angmartussut) area, Central Nugssuaq peninsula, Northwest Greenland // Meddl. om Gronland. 1963. Bd 172, N 5. 120 p. — *Saporta G.*, *Marion A.-F.* Essai sur l'etat de la végétation a l'epoque des marnes Heersiennes de Gelinden // Mem. de l'Acad. Roy. de Belgique. 1873. N 37. 94 p. — *Saporta G.*, *Marion A.-F.* Révision de la flore heersienne de Gelinden // Mém. Cour. et Mém. de Sav. Étrang. 1878. N 61. 112 p. — *Schimper W.* Traité de paléontologie végétale. Paris, 1874. T. 3. 896 p. — *Seward A. C.*, *Conway V. M.* Fossil plants from Kingigtok and Kagdlunguak, West Greenland // Meddl. om Gronland. 1935. Bd 93, N 5. 41 p. — *Weber O.* Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation // Palaeontographica. 1852. Bd 2. S. 117—236. — *Weyland H.* Beiträge zur Kenntnis der Kheinischen Tertiärflora // Palaeontographica. 1948. Bd 88, Abt. B. S. 113—188. — *Wolfe J. A.* Paleogene biostratigraphy of nonmarine rocks in King County, Washington // U. S. Geol. Surv. 1968. Prof. Pap. Vol. 571. 33 p. — *Wolfe J. A.* Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region // U. S. Geol. Surv. 1977. Prof. Pap. Vol. 997. 108 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

УДК 582.542.2 (47+57)
© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

Т. В. Егорова

СИСТЕМА РОДА *CAREX* *CYPERACEAE*) ФЛОРЫ СССР

T. V. EGOROVA. THE SYSTEM OF THE GENUS *CAREX* (*CYPERACEAE*) OF THE FLORA OF THE USSR

Предлагается новая система рода *Carex* в пределах флоры СССР. Она содержит все 5 известных подродов осок, 71 секцию, 81 подсекцию и 388 таксонов видового и подвидового рангов. Приводятся описания новых подсекций и новые комбинации.

Публикуемая система — итог многолетнего изучения рода *Carex* L., одного из самых крупных родов отечественной и мировой флоры. Существует множество классификаций *Carex*, из которых наиболее важными являются системы B. Dumortier (1827), E. Tuckerman (1843), H. Christ (1885, 1888), F. Pax (1888), K. Meinshausen (1901), G. Kükenthal (1909), В. И. Кречетовича (1935), K. Mackenzie (1931—1935), J. Ohwi (1936), E. Nelmes (1951, 1952), M. Raymond (1959), T. Koyama (1962), N. Hylander (1966), Y. Chang, Y. Yang (1976), J. Kern, H. Nooteboom (1979), A. Chater (1980) и O. Nilsson (1985). Тем не менее классификация этого обширного и труднейшего в систематическом отношении рода нуждалась в дальнейшей разработке. Настоящая система существенно отличается от других большей дифференцированностью, иным объемом многих надвидовых подразделений рода по сравнению с их первоначальным составом и последующей трактовкой, а также порядком расположения всех таксонов, отражающим представления автора об их эволюционных отношениях.

К настоящему времени опубликованы отдельные фрагменты данной системы (Егорова, 1965, 1966, 1972, 1976, 1985а, б; 1987; Егорова, Трифонова, 1986).

Система включает все 5 известных подродов осок, 71 секцию, 81 подсекцию и 388 видов и подвидов, произрастающих на территории СССР. При ее разработке было изучено большое число зарубежных видов, которые перечисляются в подготовленной мной монографии «Осоки СССР». В роде *Carex* известно около 125 секций. Из всех евразиатских секций в СССР отсутствует не более 25 и в основном из тропического подрода *Vigneastra* (=subgen. *Indocarex*), представленного у нас одним видом. Таким образом, настоящая система, не охватывая весь род *Carex*, довольно полно отражает его таксономическую структуру (кроме подрода *Vigneastra*) во флоре Евразии. Таксоны системы расположены в эволюционной последовательности.

При названиях секций указаны основные синонимы, при названиях видов и подвидов сообщаются только те синонимические названия, которые были признаны таковыми после выхода 3-го тома «Флоры СССР» с обработкой Кречетовичем (1935) рода *Carex*. Звездочкой отмечены виды, данные о произрастании которых на территории СССР требуют подтверждения. В систему, естественно, не включены многочисленные стерильные гибриды между представителями *Carex*. К ним относятся и описанные в качестве самостоятельных видов *C.*×*descendens* Kük. (=*C. juncella* (Fries) Th. Fries×*C. appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük.), *C.*×*putjatinii* Kom. (=*C. meyeriana* Kunth×*C. schmidtii* Meinsh.) и *C. squamigera* V. Krecz. et Lucznik (=*C. appendiculata*×*C. schmidtii*).

Carex L.

(lectotypus: *C. hirta* L. — Hitchcock, Green, 1947; Егорова, 1971).

Subgen. 1. *Vigneastra* (Tuckerm.) Kük. (=sect. *Vigneastra* Tuckerm., subgen. *Indocarex* (Baill.) Kük. nom. illeg.,[1] sect. *Indocarex* Baill., subgen. *Caricandra* C. B. Clarke p. p.) (lectotypus: *C. indica* L.).

Sect. 1. *Mundae* Kük. (typus: *C. munda* Boott): *C. dissitiflora* Franch.

Subgen. 2. *Carex* (=subgen. *Eucarex* Peterm., sphalm.: «*Eucarex* Coss. et Germ.») (typus: generis lectotypus).

Sect. 2. *Decorae* (Kük.) Ohwi (typus: *C. decora* Boott): *C. pontica* Albov.

Sect. 3. *Frigidae* Meinsh. (=sect. *Frigidae* Fries ex Kük.) (typus: *C. frigida* All.). Subsect. 1. *Alaijcae* Egor. (typus: *C. alaijca* Litv.): *C. alaijca*. Subsect. 2. *Pamiricae* Egor. (typus: *C. ikonnikovii* Egor.): *C. ikonnikovii*. Subsect. 3. *Macrogynae* Egor. (typus: *C. macrogyna* Turcz. ex Steud.): *C. petricosa* Dew., *C. macrogyna*, *C. alexeenkoana* Litv., *C. ktausipali* Meinsh. (=*C. gorodkovii* V. Kresz.). Subsect. 4. *Stenocarpae* Egor. (typus: *C. stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz.): *C. regeliana* (Kük.) Litv., *C. sempervirens* Vill. (=*C. sempervirens* subsp. *pseudotristis* (Domin) Pawł.), *C. tristis* Bieb. (=*C. meinshauseniana* V. Krecz.), *C. stenocarpa*. Subsect. 5. *Lanatae* Egor. (typus: *C. litvinovii* Kuk.): *C. litvinovii*, *C. koshewnikowii* Litv. Subsect 6. *Ferrugineae* Tuckerm. ex Kük. (typus: *C. ferruginea* Scop.): **C. ferruginea*. Subsect. 7. *Cilicicae* Egor. (typus: *C. cilicica* Boiss.): *C. cilicica*, *C. firma* Host. Subsect. 8. *Mucronatae* Nyman ex Kük. (typus: *C. mucronata* All.): **C. mucronata*. Subsect. 9. *Fuliginosae* Tuckerm. ex Kük. (typus: *C. fuliginosa* Schkuhr): *C. fuliginosa* — subsp. *fuliginosa* et subsp. *misandra* (R. Br.) Nyman (=*C. misandra* R. Br.).

Sect. 4. *Curvulae* Tuckerm. ex Kük. (typus: *C. curvula* All.): *C. curvula*.

Sect. 5. *Siderostictae* Franch. ex Ohwi (=sect. *Careyanae* Tuckerm. ex Kük., p. p., sect. *Maltrema* (Rafin.) V. Krecz., p. p.) (typus: *C. siderosticta* Hance): *C. siderosticta*.

---

[1] Это название является nomen illegitimum как излишнее в момент своего опубликования (Kükenthal, 1909), поскольку в синонимы к нему была отнесена приоритетная комбинация в ранге подрода — *Vigneastra* (Tuckerm.) Kük. (Kükenthal, 1899).

Sect. 6. *Carex* (typus: generis lectotypus). Subsect. 1. *Carex* (typus: generis lectotypus): *C. hirta* L. Subsect. 2. *Aristatae* Carey (typus: *C. aristata* R. Br.): *C. raddei* Kük. (=*C. eriophylla* (Kük.) Kom., *C. aristata* subsp. *eriophylla* (Kük.) Worosch.), *C. atherodes* Spreng. (=*C. orthostachys* C. A. Mey., *C. siegertiana* Uechtr., *C. pergrandis* V. Krecz. et Lucznik), *C. sordida* Van Heurck et Muell. Arg. (=*C. akanensis* Franch., *C. amurensis* Kük.), *C. drymophila* Turcz. ex Steud., **C. glabrescens* (Kük.) Ohwi. Subsect. 3. *Lanuginosae* Carey (typus: *C. lanuginosa* Michx.): *C. fedia* Nees, *C. lasiocarpa* Ehrh. — subsp. *lasiocarpa* et subsp. *occultans* (Franch.) Hult. (=*C. koidzumii* Honda, *C. occultans* (Franch.) V. Krecz.). **Subsect. 4. Monandrae V. Krecz.** [1935, Фл. СССР, 3 : 450, pro ser., sine descr. latin.] **subsect. nov.** — Spiculae omnes approximatae; spicula staminata 1, spiculae pistillatae 2—3. Bractea inferior breviter vaginata vagina ad 5 mm lg. Squamae acutae vel breviter aristatae. Utriculi glabri. Typus: *C. latisquamea* Kom. Subsectio monotypica.

Sect. 7. *Rostrales* Meinsh. (=*Folliculatae* Mackenz.) (typus: *C. rostrata* Michx.=*C. michauxiana* Boeck.): *C. dolichocarpa* C. A. Mey. ex V. Krecz. (=*C. michauxiana* auct.).

Sect. 8. *Ampullaceae* (Rouy) Egor. (см. Егорова, 1985а) (typus: *C. ampullacea* Good.=*C. rostrata* Stokes): *C. rhynchophysa* C. A. Mey., *C. rostrata* (=*C. inflata* auct., *C. utriculata* auct.), *C. jacutica* V. Krecz., *C. membranacea* Hook., *C. rotundata* Wahlenb., *C. tsuishikarensis* Koidz. et Ohwi (=*C. oligosperma* auct.), *C. vesicaria* L., *C. monile* Tuckerm., *C. vesicata* (Meinsh.) Egor., *C. dichroa* (Freyn) V. Krecz., *C. pamirensis* C. B. Clarke ex B. Fedtsch., *C. saxatilis* L. — subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela (=*C. procerula* V. Krecz.) et subsp. *saxatilis*, *C. physocarpa* C. Presl, *C. stenolepis* Less., *C. mollissima* Christ. (=*C. yingkiliensis* Baranov et Skvortzov).

Sect. 9. *Acutiformes* Egor. (typus: *C. acutiformis* Ehrh.): *C. acutiformis*.

Sect. 10. *Tumidae* Meinsh. (=sect. *Paludosae* Fries ex Kük. p. p.) (lectotypus: *C. riparia* Curt.): *C. riparia*, *C. anisoneura* V. Krecz., *C. rugulosa* Kük. (=*C. smirnovii* V. Kresz.), *C. kirganica* Kom. (=*C. graciliculmis* Ohwi, *C. rugulosa* var. *graciliculmis* (Ohwi) Kitag.), *C. scabrifolia* Steud., *C. pumila* Thunb. (=*C. platyrhyncha* Franch. et Savat.), *C. melanostachya* Bieb. ex Willd., *C. songorica* Kar. et Kir. — subsp. *songorica* et subsp. *gotoi* (Ohwi) M. Pop. (=*C. sukaczevii* V. Krecz.).

Sect. 11. *Pseudocypereae* Tuckerm. ex Kük. (typus: *C. pseudocyperus* L.). Subsect. 1. *Pseudocypereae* Egor. (typus: *C. pseudocyperus* L.): *C. pseudocyperus*. Subsect. 2. *Capricornes* Egor. (typus: *C. capricornis* Meinsh.): *C. capricornis*.

Sect. 12. *Secalinae* (O. Lang) Kük. (typus: *C. secalina* Willd. ex Wahlenb.): *C. hordeistychos* Vill., *C. secalina*, *C. eremopyroides* V. Krecz.

Sect. 13. *Debiles* (Carey) Ohwi (typus: *C. debilis* Michx.): *C. bostrychostigma* Maxim.

Sect. 14. *Sylvaticae* Rouy (typus: *C. sylvatica* Huds.): *C. latifrons* V. Krecz. (=*C. sylvatica* subsp. *latifrons* (V. Krecz.) Ö. Nilsson), *C. sylvatica*, *C. hypaneura* V. Krecz., *C. arnellii* Christ (=*C. subconcolor* Kitag.).

Sect. 15. *Maximae* (Aschers.) Kük. (typus: *C. maxima* Scop.=*C. pendula* Huds.): *C. pendula*, *C. strigosa* Huds., *C. jaluensis* Kom.

Sect. 16. *Molliculae* Ohwi (=sect. *Tumidae* Kuk. p. p., non Meinsh., sect. *Malacocarex* V. Krecz. sine descr. latin.) (typus: *C. mollicula* Boott): *C. planiculmis* Kom., *C. mollicula*, *C. japonica* Thunb., *C. doniana* Spreng., *C. aphanolepis* Franch. et Savat.

Sect. 17. *Dispalatae* Ohwi (=sect. *Tumidae* Kuk. p. p., non Meinsh., sect. *Elaeostachys* V. Krecz., p. p., sine descr. latin.) (typus: *C. dispalata* Boott): *C. dispalata*.

Sect. 18. *Glauciformes* Ohwi (typus: *C. glauciformis* Meinsh.): *C. glauciformis.*

Sect. 19. *Glaucae* Rouy (=sect. *Phaeolorum* Ehrh. ex V. Krecz.) (typus: *C. glauca* Scop.=*C. flacca* Schreb.): *C. cuspidata* Host (=*C. flacca* subsp. *serrulata* (Biv.) W. Greuter), *C. flacca* (=*C. diversicolor* auct.).

Sect. 20. *Depauperatae* Meinsh. (=sect. *Rhomboidales* Kük. p. p., sect. *Ventricosae* (Aschers. et Graebn.) Ö. Nilsson, sect. *Campylorhina* V. Krecz. p. p.) (typus: *C. depauperata* Curt. ex With.): *C. egena* Lévl. et Vaniot (=*C. oligostachys* Meinsh. ex Maxim., non *C. oligostachya* Nees), *C. parciflora* Boott (=*C. glehnii* Fr. Schmidt), *C. nikolskensis* Kom. (=*C. papulosa* auct.), *C. depauperata* Curt. ex With., *C. mingrelica* Kuk., *C. campylorhina* V. Krecz. (=*C. auriculata* Franch., non L. H. Bailey), *C. pilosa* Scop., *C. xiphium* Kom., *C. michelii* Host, *C. longirostrata* C. A. Mey., *C. brevicollis* DC.

Sect. 21. *Paniceae* (Carey) Christ (typus: *C. panicea* L.): *C. vaginata* Tausch — subsp. *vaginata* et subsp. *quasivaginata* (C. B. Clarke) Malyschev, *C. falcata* Turcz., *C. panicea* L., *C. livida* (Wahlenb.) Willd., *C. laxa* Wahlenb.

Sect. 22. *Rhomboidales* Kük. (lectotypus: *C. chinensis* Retz.): *C. foliosissima* Fr. Schmidt, *C. insaniae* Koidz.

Sect. 23. *Mitratae* Kük. (=sect. *Onkerma* (Rafin.) V. Krecz., p. p.) (typus: *C. mitrata* Franch.). Subsect. 1. *Jacentes* Egor. (typus: *C. jacens* C. B. Clarke): *C. jacens.* Subsect. 2. *Sachalinenses* Egor. (typus: *C. sachalinensis* Fr. Schmidt): *C. sachalinensis.* Subsect. 3. *Blepharicarpae* Egor. (typus: *C. blepharicarpa* Franch.): *C. blepharicarpa.* Subsect. 4. *Depressae* Egor. (typus: *C. depressa* Link): *C. depressa* subsp. *transsilvanica* (Schur) Egor. (=*C. euxina* Marc. ex V. Krecz.). Subsect. 5. *Leucochlorae* Egor. (typus: *C. leucochlora* Bunge): *C. leucochlora* (=*C. royleana* Nees, *C. hypochlora* Freyn). Subsect. 6. *Umbrosae* Egor. (typus: *C. umbrosa* Host): *C. umbrosa* — subsp. *umbrosa* et subsp. *pseudosabynensis* Egor. (=*C. pseudosabynensis* (Egor.) A. E. Kozhevnikov, ? *C. lucidula* Franch., *C. hypochlora* sensu V. Krecz., *C. recticulmis* sensu Worosch.), *C. huetiana* (Boiss.) Soó, *C. sabynensis* Less. ex Kunth (=*C. umbrosa* subsp. *sabynensis* (Less. ex Kunth) Kük.). Subsect. 7. *Caryophylleae* Egor. (typus: *C. caryophyllea* Latourr.): *C. subebracteata* (Kuk.) Ohwi (=*C. sabynensis* var. *rostrata* (Maxim.) Ohwi, *C. lucidula* sensu Worosch.), *C. microtricha* Franch. (=*C. caryophyllea* var. *microtricha* (Franch.) Kük., *C. subumbellata* sensu V. Krecz. p. p., *C. sikokiana* sensu Worosch.), *C. subumbellata* Meinsch., *C. nervata* Franch. et Savat., *C. caryophyllea* (=*C. verna* Chaix, *C. ruthenica* V. Krecz., *C. scabricuspis* V. Krecz.), *C. conspissata* V. Krecz. (=*C. caryophyllea* subsp. *conspissata* (V. Krecz.) L. Hämet-Ahti), *C. titovii* V. Krecz. Subsect. 8. *Glabrae* Egor. (typus: *C. trautvetteriana* Kom.): *C. trautvetteriana.*

Sect. 24. *Distantes* (O. Lang) Rouy (typus: *C. distans* L.): *C. extensa* Good., *C. diluta* Bieb. (=*C. karelinii* Meinsh., *C. czarwakensis* Litv.), *C. distans* L. — subsp. *distans* et subsp. *aspratilis* (V. Krecz.) Egor. (=*C. aspratilis* V. Krecz., *C. karelinii* var. *aspratilis* (V. Krecz.) Serg.).

Sect. 25. *Flavae* (Carey) Christ (=sect. *Nastantha* V. Krecz. p. p.) (typus: *C. flava* L.). Subsect. 1. *Hostianae* Egor. (typus: *C. hostiana* DC.): *C. hostiana.* Subsect. 2. *Flavae* Carey (typus: *C. flava* L.): *C. flava* (=*C. flavella* V. Krecz., *C. nevadensis* subsp. *flavella* (V. Krecz.) Podlech), *C. lepidocarpa* Tausch, *C. jemtlandica* (Palmgr.) Palmgr. Subsect. 3. *Serotinae* Egor. (typus: *C. serotina* Mérat.): *C. serotina* (=*C. philocrena* V. Krecz., *C. serotina* subsp. *philocrena* (V. Krecz.) Kukkonen, *C. oederi* var. *philocrena* (V. Krecz.) T. Koyama, *C. oederi* subsp. *fennica* Palmgr., *C. kotilainii* Palmgr., *C. oederi* auct.), *C. bergrothii* Palmgr., *C. scandinavica* E. W. Davies (=*C. pulchella* (Lönnr.) Lindm., non Berggr., nec H. T. Holm, *C. serotina* subsp. *pulchella* (Lönnr.) Van Ooststr.), *C. viridula* Michx. (=*C. oederi* subsp. *viridula* (Michx.) Hult.).

Sect. 26. *Hallerianae* (Aschers. et Graebn.) Rouy (typus: *C. halleriana* Asso): *C. halleriana*.

Sect. 27. *Digitatae* (Fries) Christ (=sect. *Aunieria* Gand. ex V. Krecz.) (typus: *C. digitata* L.). Subsect. 1. *Subradicales* Egor. (typus: *C. erythrobasis* Lévl. et Vaniot): *C. martynenkoi* N. Zolot., *C. erythrobasis*, *holotricha* Ohwi. Subsect. 2. *Pediformes* Egor.[2] (typus: *C. pediformis* C. A. Mey.): *C. supermascula* V. Krecz. (=*C. sutschanensis* sensu V. Krecz.), *C. macroura* Meinsh. (=*C. pediformis* var. *macroura* (Meinsh.) Kük., *C. pediformis* subsp. *macroura* (Meinsh.) Podp.), *C. pediformis* C. A. Mey. (= ? *C. kirilowii* Turcz.), *C. aneurocarpa* V. Krecz., *C. rhizina* Blytt ex Lindblom — subsp. *rhizina* (=*C. pediformis* subsp. *rhizodes* (Blytt ex Meinsh.) Lindb. f.) et subsp. reventa (V. Krecz.) Egor. (=*C. reventa* V. Krecz. 1935, во Фл. СССР, 3 : 614, 367. — *C. pediformis* var. *reventa* (V. Krecz.) Worosch.), *C. sutschanensis* Kom., *C. lanceolata* Boott (=*C. subpediformis* (Kük.) Suto et Suzuki, *C. prevernalis* Kitag., *C. pseudolanceolata* V. Krecz., *C. lanceolata* var. *pseudolanceolata* (V. Krecz.) Worosch.). Subsect. 3. *Humiles* Egor. (typus: *C. humilis* Leyss.): *C. humilis* (=*C. buschiorum* V. Krecz.), *C. nanella* Ohwi (=*C. humilis* var. *nana* (Lévl. et Vaniot) Ohwi), **C. scirrobasis* Kitag. (=*C. humilis* var. *scirrobasis* (Kitag.) Y. L. Chang et Y. L. Yang), *C. callitrichos* V. Krecz. (=*C. humilis* f. *callitrichos* (V. Krecz.) T. Koyama, *C. nanella* var. *callitrichos* (V. Krecz.) Worosch.). Subsect. 4. Digitatae (Fries) Egor. (typus: *C. digitata* L.): *C. digitata*, **C. pallens* (Fristedt) Harmaja, *C. quadriflora* (Kük.) Ohwi, *C. ornithopoda* Willd. (=*C. pedata* auct.).

Sect. 28. *Pallescentes* (Carey) Christ (typus: *C. pallescens* L.): *C. pallescens* (=*C. chalcodeta* V. Krecz.).

Sect. 29. *Montanae* (Carey) Christ (=sect. *Onkerma* (Rafin.) V. Krecz.) (typus: *C. pennsylvanica* Lam.). Subsect. 1. *Elongatibracteatae* Egor. (typus: *C. grioletii* Roem.): *C. grioletii*. Subsect. 2. *Mandshuricae* Egor. (typus: *C. mandshurica* Meinsh.): *C. mandshurica*. Subsect. 3. *Tomentosae* Egor. (typus: *C. tomentosa* L.): *C. tomentosa*. Subsect. 4. *Globulares* (Meinsh.) Egor. (typus: *C. globularis* L.): *C. globularis*. Subsect. 5. *Piluliferae* Egor. (typus: *C. pilulifera* L.): *C. pilulifera*. Subsect. 6. *Montanae* Carey (typus: *C. pennsylvanica* Lam.): *C. oxyandra* (Franch. et Savat.) Kudo (=*C. pauzhetica* A. E. Kozhevnikov), *C. vanheurckii* Muller Arg. — subsp. *vanheurckii* et subsp. *crassispicula* Malyschev, *C. chloroleuca* Meinsh. (=*C. chinganensis* Litv., *C. amgunensis* var. *chloroleuca* (Meinsh.) Kük.), *C. amgunensis* Fr. Schmidt. Subsect. 7. *Crispifoliatae* Egor. (typus: *C. montana* L.): *C. ulobasis* V. Krecz., *C. montana*. Subsect. 8. *Fimbriatae* Egor. (typus: *C. ericetorum* Poll.): *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv., *C. ericetorum*.

Sect. 30. *Albae* (Aschers. et Graebn.) Kük. (typus: *C. alba* Scop.): *C. ussuriensis* Kom. (=*C. alba* subsp. *ussuriensis* (Kom.) Kük., *C. alba* var. *ussuriensis* (Kom.) T. Koyama), *C. alba* (=*C. ajanensis* Worosch.).

Sect. 31. *Lamprochlaenae* Drej. ex Bailey (lectotypus: *C. obesa* All. var. *minor* Boott=*C. supina* Willd. ex Wahlenb.). Subsect. 1. *Archaicae* Egor. (typus: *C. malyschevii* Egor.): *C. ungurensis* Litv., *C. malyschevii*. Subsect. 2. *Nitidae* (Heuff.) Egor. (typus: *C. nitida* Host=*C. liparocarpos* Gaud.): *C. minutiscabra* Kük. ex V. Krecz., *C. turkestanica* Regel — subsp. *turkestanica* (=*C. verae* Ovcz. et Czuk.) et subsp. *beleensis* N. Zolot., *C. relaxa* V. Krecz., *C. liparocarpos* — subsp. *liparocarpos* et subsp. *bordzilowskii* (V. Krecz.) Egor. (=*C. bordzilowskii* V. Krecz.). Subsect. 3. *Supinae* (Meinsh.) Egor. (typus: *C. supina* Willd. ex Wahlenb.): *C. korshinskyi* Kom. (=*C. supina*

---

[2] Помимо перечисленных здесь видов к данной подсекции принадлежат еще 11 описанных А. Е. Кожевниковым (1987) с юга советского Дальнего Востока таксонов видового ранга, о которых в настоящее время я не могу высказать определенного мнения.

subsp. *korshinskyi* (Kom.) Hult.), *C. supina* — subsp. *supina* et subsp. *spaniocarpa* Steud.) Hult. (=*C. spaniocarpa* (Steud.)). Subsect. 4. *Glaciales* (Hyl.) Egor. (=sect. *Glaciales* Hyl.) (typus: *C. glacialis* Mackenz.): *C. glacialis*.

Sect. 32. *Chartoteuchium* (Boern.) V. Krecz. (lectotypus: *C. atrofusca* Schkur): *C. coriophora* Fisch. et Mey., *C. tianschanica* Egor. (=*C. griffithii* sensu V. Krecz.), *C. griffithii* Boott (=*C. oliveri* Boeck., *C. nivalis* var. *griffithii* (Boott) T. Koyama), *C. atrofusca* Schkuhr (=*C. stilbophaea* V. Krecz., *C. oxyleuca* V. Krecz., *C. sisukensis* Akiyama, *C. tascanensis* Khokhr.).

Sect. 33. *Chlorostachyae* Meinsh. (=sect. *Capillares* (Aschers. et Graebn.) Rouy, sect. *Caricella* Ehrh. ex V. Krecz.) (typus: *C. chlorostachys* Stev.=*C. capillaris* L.). Subsect. 1. *Androgynae* Egor. (typus: *C. sedakowii* C. A. Mey.): *C. williamsii* Britt. (=*C. novograblenovii* Kom., *C. peshemskyi* Malyschev, *C. capillaris* var. *williamsii* (Britt.) Boivin), *C. sedakowii*. **Subsect. 2. Chalcandrae (V. Krecz. ex Egor.) Egor. comb. nov.** (=sect. *Capillares* subsect. *Capillariformes* Egor. ser. *Chalcandrae* V. Krecz. ex Egor. 1964, Нов. сист. высш. раст. 1964 : 46) (typus: *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev.): *C. ledebouriana* — subsp. *tenuiformis* (Lévl. et Vaniot) Egor. (=*C. tenuiformis* Lévl. et Vaniot, *C. koreana* Kom., *C. tasorum* Kom., *C. komarovii* Koidz.) et subsp. *ledebouriana* (=*C. lenaensis* Kük., *C. seiskoënsis* Freyn, *C. capillaris* subsp. *ledebouriana* (C. A. Mey. ex Trev.) Worosch.). Subsect. 3. *Capillariformes* Egor. (typus: *C. capillaris* L.): *C. capillaris* (=*C. chlorostachys* Stev., *C. capillaris* subsp. *chlorostachys* (Stev.) A. et D. Löve et Raymond, *C. capillaris* subsp. *karoi* Freyn, *C. karoi* (Freyn) Freyn), *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. (=*C. capillaris* subsp. *fuscidula* (V. Krecz. ex Egor.) A. et D. Löve), *C. chamissonis* Meinsh. (=*C. nana* Cham. ex Steud., non Lam.), *C. krausei* Boeck., *C. delicata* C. B. Clarke — subsp. *delicata* (=*C. karoi* sensu V. Krecz.) et subsp. *selengensis* (Ivanova) Egor. (=*C. selengensis* Ivanova, *C. karoi* var. *parvirostris* (Kük.) A. et D. Löve et Raymond, *C. karoi* subsp. *selengensis* (Ivanova) Egor.).

Sect. 34. *Limosae* Meinsh. (=sect. *Limosae* Tuckerm. ex Kük., sect. *Chalciolaena* V. Krecz. p. p.) (typus: *C. limosa* L.): *C. magellanica* Lam. subsp. *irrigua* (Wahlenb.) Hiit. (=*C. paupercula* Michx., *C. irrigua* (Wahlenb.) Smith ex Hoppe, *C. majae* Khokhr.), *C. limosa* L. (=*C. fuscocuprea* (Kuk.) V. Krecz.), *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — subsp. *rariflora* et subsp. *pluriflora* (Hult.) Egor. (=*C. pluriflora* Hult., *C. nigrita* Fisch. ex Worosch., *C. rariflora* var. *pluriflora* (Hult.) Boivin, *C. stygia* sensu V. Krecz.).

Sect. 35. *Scitae* Kük. (typus: *C. scita* Maxim.). Subsect. 1. *Podocarpae* Egor. (typus: *C. podocarpa* R. Br.): *C. macrochaeta* C. A. Mey., *C. scabrinervia* Frach., *C. riishirensis* Franch. (=*C. ciliolata* Franch., *C. koraginensis* Meinsh.), *_C. tenuiseta_ Franch., *C. podocarpa* (=*C. behringensis* C. B. Clarke, *C. pauxilla* V. Krecz., *C. musartiana* Kük. ex V. Krecz., *C. spectabilis* sensu Worosch.). Subsect. 2. *Nesophilae* Egor. (typus: *C. nesophila* H. T. Holm): *C. flavocuspis* Franch. et Savat. — subsp. *flavocuspis* (=*C. spectabilis* Dew. subsp. *flavocuspis* (Franch. et Savat.) T. Koyama) et subsp. *krascheninnikovii* (Kom. ex V. Krecz.) Egor. (=*C. krascheninnikovii* Kom. ex V. Krecz., *C. tolmiei* auct.), *C. nesophila* (=*C. arakamensis* auct., *C. melanostoma* Fisch. ex V. Krecz., *C. microchaeta* H. T. Holm subsp. *nesophila* (H. T. Holm) Murray, *C. tolmiei* auct.).

Sect. 36. *Atratae* Fries ex Pax (typus: *C. atrata* L.). Subsect. 1. *Urostachyae* Egor. (typus: *C. urostachys* Franch.): *C. urostachys*. Subsect. 2. *Longiaristatae* Egor. (typus: *C. gmelinii* Hook. et Arn.): *C. gmelinii*. Subsect. 3. *Longibracteatae* Egor. (typus: *C. peiktusani* Kom.): *C. peiktusani*, *C. hancockiana* Maxim. Subsect. 4. *Planiculmes* Egor. (typus: *C. augustinowiczii* Meinsh.): *C. augustinowiczii* — subsp. *augustinowiczii* et **subsp. soyaeensis (Kük.) Egor. comb. et stat. nov.** (=*C. soyaeensis* Kük. 1904, Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 4 : 53). Subsect. 5. *Papilliferae* Egor. (typus: *C. buxbaumii*

Wahlenb.): *C. hartmanii* Cajand. (*C. emasculata* V. Krecz.), *C. tarumensis* Franch. (=*C. buxbaumii auct.*), *C. buxbaumii*, *C. adelostoma* V. Krecz. (=*C. buxbaumii* subsp. *mutica* (C. Hartm.) Isoviita). Subsect. 6. *Aterrimae* Egor. (typus: *C. aterrima* Hoppe): *C. caucasica* Stev. (=*C. atrata* L. subsp. *caucasica* (Stev.) Kük., *C. urbis-malorum* M. Pop., *C. karacolica* Polozh.), *C. atrata*, *C. aterrima* — subsp. *aterrima* (=*C. atrata* subsp. *aterrima* (Hoppe) Čelak., *C. perfusca* V. Krecz., *C. japonalpina* (T. Koyama) T. Koyama, *C. caucasica* subsp. *perfusca* (V. Krecz.) T. Koyama) et subsp. *medwedewii* (Lesk.) Egor. (=*C. medwedewii* Lesk., *C. aequivoca* V. Krecz.), *C. popovii* V. Krecz. (=*C. decaulescens* V. Krecz.). Subsect. 7. *Sabulosae* Egor. (typus: *C. sabulosa* Turcz. ex C. A. Mey.): *C. melanantha* C. A. Mey., *C. melananthiformis* Litv., *C. sabulosa* (=*C. leiophylla* Mackenz., *C. sabulosa* subsp. *leiophylla* (Mackenz.) A. E. Porsild). Subsect. 8. *Stylosae* Egor. (typus: *C. stylosa* C. A. Mey.): *C. stylosa*, *C. meyeriana* Kunth. Subsect. 9. *Holostomae* Egor. (typus: *C. holostoma* Drej.): *C. holostoma*. Subsect. 10. *Alpinae* Kalela ex Egor. (typus: *C. norvegica* Retz.): *C. infuscata* Nees (=*C. trispiculata* Boeck.), *C. oligantha* Steud., *C. melanocephala* Turcz., *C. media* R. Br. (=*C. angarae* Steud., *C. norvegica* subsp. *inferalpina* (Wahlenb.) Hult.), *C. tatjanae* Malyschev, *C. macrostigmatica* Kük., *C. norvegica* Retz. (=*C. halleri* auct.). Subsect. 11. *Bicolores* Tuckerm. ex Kük. (typus: *C. bicolor* All.): *C. bicolor*.

Subgen. 3. *Kreczetoviczia* Egor. (=Gen. *Ulva* Adans., gen. *Osculisa* Rafin., gen. *Vignantha* Schur, subgen. *Euvignea* C. B. Clarke, nom. illeg., gen. *Limivasculum* Boern.) (typus: *C. aquatilis* Wahlenb.).

Sect. 37. *Tuminenses* Y. L. Chang et Y. L. Yang (typus: *C. tuminensis* Kom.): *C. tuminensis*.

Sect. 38. *Forficulae* Franch. ex Raymond (typus: *C. forficula* Franch. et Savat.). Subsect. 1. *Eglangulosae* Egor. (typus: *C. doenitzii* Boeck.): *C. doenitzii*. Subsect. 2. *Glandulosae* Egor. (typus: *C. forficula* Franch. et Savat.): *C. sadoensis* Franch., *C. forficula*, *C. heterolepis* Bunge (=*C. chamarensis* Egor.).

Sect. 39. *Praelongae* (Kük.) Nelmes (lectotypus: *C. praelonga* C. B. Clarke): *C. maximowiczii* Miq., *C. suifunensis* Kom. (=*C. maximowiczii* var. *suifunensis* (Kom.) Nakai, *C. maximowiczii* subsp. *suifunensis* (Kom.) Worosch.), *C. incisa* Boott, *C. shimidzensis* Franch.

Sect. 40. *Temnemis* (Rafin.) V. Krecz. (=sect. *Cryptocarpae* (Tuckerm. ex L. H. Bailey) Mackenz.) (lectotypus: *C. scouleri* Torr. (=*C. lyngbyei* Hornem.)): *C. paleacea* Wahlenb. (=*C. paralia* V. Krecz.), *C. recta* Boott (=*C. halophila* N. Nyl., *C. kattegatensis* auct.), *C. salina* Wahlenb. (=*C. discolor* F. Nyl.), *C. subspathacea* Wormsk. — **subsp. ramenskii (Kom.) Egor. comb. et stat. nov.** (=*C. ramenskii* Kom. 1914, Feddes Repert. 13 : 164) et subsp. *subspathacea*, *C. lyngbyei* Hornem. subsp. *cryptocarpa* (C. A. Mey.) Hult. (=*C. cryptocarpa* C. A. Mey.). *C. prionocarpa* Franch., *C. middendorfii* Fr. Schmidt, *C. leiogona* Franch. (=*C. semiplena* Kük.).

Sect. 41. *Acutae* (Carey) Christ (=sect. *Leimonastes* (Reichenb.) Pax) (typus: *C. acuta* L.). Subsect. 1. *Vulgares* Aschers. (typus: *C. vulgaris* Fries (=*C. nigra* (L.) Reichard): *C. acuta* L. (=*C. fuscovaginata* Kük., *C. graciliformis* V. Krecz., *C. sareptana* V. Krecz., *C. dichroandra* V. Krecz.), *C. thunbergii* Steud., *C. hindsii* C. B. Clarke (=*C. lenticularis* Michx. var. *limnophila* (H. T. Holm) Cronq., *C. kelloggii* auct.), *C. nigra*, *C. transcaucasica* Egor. (=*C. dacica* auct.), *C. erawinensis* Korotky, *C. appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük. (=*C. thunbergii* var. *appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Ohwi, *C. koidzumiana* Ohwi, *C. spongiifolia* A. E. Kozhevnikov), *C. juncella* (Fries) Th. Fries (=*C. wiluica* Meinsh., *C. juncella* subsp. *wiluica* (Meinsh.) Egor., *C. nigra* subsp. *juncella* (Fries) Lemke). **Subsect. 2. Aquaticae Egor. nom. nov.** (=sect. *Acutae* subsect.

Aquatiles (Meinsh.) Egor. 1987, Нов. сист. высш. раст. 24 : 43, non sect. *Microrhynchae* Drej. ex Kük. subsect. *Aquatiles* Fries ex Kük. 1899, nom. illeg.) (typus: *C. aquatilis* Wahlenb.): *C. aquatilis* — subsp. *aquatilis* et subsp. *stans* (Drej.) Hult. (=*C. stans* Drej., *C. concolor* R. Br., *C. uzoni* Kom.), *C. cinerascens* Kük. (=*C. micrantha* Kük., *C. cheilungkianica* Baranov et Skvortzov). **Subsect. 3. Elatiformes Egor. nom. nov.** (=sect. *Acutae* subsect. *Elatae* Egor. 1987, Нов. сист. высш. раст. 24 : 43, non sect. *Elatae* Kük. 1909) (typus: *C. elata* All.): *C. elata* — subsp. *elata* et subsp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas (=*C. omskiana* Meinsh.). **Subsect. 4. Reticulatae Egor. subsect. nov.** — Spiculae staminatae 1—3; spiculae pistillatae 3—5, multiflorae, densae. Bractea inferior inflorescentia brevior. Utriculi plano-convexi, enerves. Plantae rhizomatibus crassis repentibus. Culmi vaginis squamiformis, latis, acute carinatis, valde et grosse reticulatim fissis basi circumdati. (Typus: *C. buekii* Wimm. Subsectio monotypica): *C. buekii*. Subsect. 5. *Caespitosae* Fries ex Kük. (typus: *C. cespitosa* L.): *C. schmidtii* Meinsh. (=*C. lineolata* Cham. ex V. Krecz., *C. aperta* auct.), *C. minuta* Franch., *C. cespitosa* (=*C. rubra* Lévl. et Vaniot, *C. inumbrata* V. Krecz., *C. retorta* (Fries) V. Krecz.). Subsect. 6. *Rigidae* Fries ex Kük. (typus: *C. rigida* Good.=*C. bigelowii* Torr. ex Schwein.): *C. bigelowii* subsp. *bigelowii* (=*C. hyperborea* Drej., *C. bigelowii* subsp. *rigida* W. Schultze-Motel, quoad nom.), subsp. *dacica* (Heuff.) Egor. (=*C. dacica* Heuff., *C. fusca* subsp. *dacica* (Heuff.) Şerbanesku et Nyárády, *C. bigelowii* subsp. *rigida* W. Schultze-Motel, quoad pl., *C. bigelowii* subsp. *nardeticola* Holub), subsp. ensifolia (Gorodk.) Holub (=*C. rigida* subsp. *ensifolia* Gorodk., *C. ensifolia* Turcz. ex V. Krecz.), subsp. *rigidioides* (Gorodk.) Egor. (=*C. rigida* subsp. *rigidioides* Gorodk., *C. rigidioides* (Gorodk.) V. Krecz., ? *C. paishanensis* Nakai, ? *C. bigelowii* subsp. *paishanensis* (Nakai) Worosch.) et subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve (=*C. ensifolia* subsp. *arctisibirica* Jurtz., *C. arctisibirica* Czer.), *C. lugens* H. T. Holm (=*C. bigelowii* subsp. *lugens* (H. T. Holm) Egor., *C. ensifolia* subsp. *lugens* (H. T. Holm) Worosch.), *C. soczavaeana* Gorodk. (=*C. rigida* subsp. *kamtschatica* Gorodk., *C. kamtschatica* (Gorodk.) V. Krecz.). Subsect 7. *Orbiculares* Egor. (typus: *C. orbicularis* Boott): *C. orbicularis* — subsp. *orbicularis* (= ? *C. melanolepis* Boeck., *C. arcatica* Meinsh., *C. taldycola* Meinsh., *C. transalaica* Tzvel.), subsp. *altaica* (Gorodk.) Egor. (=*C. rigida* subsp. *altaica* Gorodk., *C. altaica* (Gorodk.) V. Krecz.) et subsp. *kotschyana* (Boiss. et Hohen.) Kukkonen, *C. tegulata* Lévl. et Vaniot, *C. knorringiae* Kük. ex V. Krecz. Subsect. 8. *Gynaecandrae* Egor. (typus: *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth): *C. eleusinoides*.

Subgen. 4. *Vignea* (Beauv.) Peterm.[3] (lectotypus: *C. arenaria* L.).

Sect. 42. *Paniculatae* (Carey) Christ (typus: *C. paniculata* L.): *C. paniculata* subsp. *szovitsii* (V. Krecz.) Ö. Nilsson), *C. appropinquata* Schum., *C. diandra* Schrank.

Sect. 43. *Phleoideae* Meinsh. (lectotypus: *C. leiorhyncha* C. A. Mey.). Subsect. 1. *Elongatispicae* Egor. (typus: *C. leiorhyncha*): *C. neurocarpa* Maxim., *C. leiorhyncha*. Subsect. 2. *Brevispicae* (C. B. Clarke) Egor. (lectotypus: *C. nubigena* D. Don): *C. laevissima* Nakai, *C. albata* Boott ex Franch. et Savat.

Sect. 44. *Vulpinae* (Carey) Christ (typus: *C. vulpina* L.): *C. vulpina* (=*C. compacta* Lam.), *C. otrubae* Podp. (=*C. compacta* auct.), *C. stipata* Muehl., **C. vulpinoidea* Michx.

Sect. 45. *Muehlenbergianae* Tuckerm. ex Kük. (typus: *C. muehlenbergii* Schkuhr): *C. divulsa* Stokes, *C. polyphylla* Kar. et Kir., *C. muricata* L. (=*C. cup-*

---

[3] Синонимические названия секций в пределах данного подрода здесь не указываются; они были приведены мной ранее (Егорова, 1965, 1966).

rina (Sand. ex Heuff.) Nendtv., *C. pairae* F. Schultz subsp. *borealis* Hyl.), *C. contigua* Hoppe (= ? *C. spicata* Huds., *C. lumnitzeri* Rouy), *C. wendelboi* Nelmes.

Sect. 46. *Holarrhenae* (Doell) Pax. (lectotypus: *C. disticha* Huds.): *C. disticha* — subsp. *disticha*, subsp. *grossheimii* (V. Krecz.) Egor. (=*C. grossheimii* V. Krecz.) et subsp. *lithophila* (Turcz.) L. Hämet-Ahti (=*C. lithophila* Turcz.), *C. curaica* Kunth — subsp. *curaica* et subsp. *pycnostachya* (Kar. et Kir.) Egor. (=*C. pycnostachya* Kar. et Kir.), *C. pseudocuraica* Fr. Schmidt.

Sect. 47. *Macrocephalae* Kük. (typus: *C. macrocephala* Willd. ex Spreng.): *C. macrocephala*, *C. kobomugi* Ohwi.

Sect. 48. *Vignea* Koch (lectotypus: *C. arenaria* L.). Subsect. 1. *Herporrhizae* (O. Lang) Kük. (lectotypus: *C. arenaria*): *C. arenaria* L., *C. colchica* J. Gay — subsp. *colchica* et subsp. *ligerica* (J. Gay) Egor. (=*C. ligerica* J. Gay), *C. praecox* Schreb., *C. diplasiocarpa* V. Krecz., *C. brizoides* L. Subsect. 2. *Siccatae* Carey (lectotypus: *C. siccata* Dew.=*C. foena* Willd.): *C. pallida* C. A. Mey. (=*C. accrescens* Ohwi), *C. iljinii* V. Krecz.

Sect. 49. *Divisae* Christ ex Kük. (typus: *C. divisa* Huds.): *C. divisa* Huds. (=*C. coarcta* Boott), *C. arenicola* Fr. Schmidt, *C. chordorrhiza* Ehrh.

Sect. 50. *Boernera* V. Krecz. ex Egor. (typus: *C. stenophylla* Wahlenb.): *C. stenophylla* — subsp. *stenophylla* (=*C. uralensis* C. B. Clarke) et subsp. *stenophylloides* (V. Krecz.) Egor. (=*C. stenophylloides* V. Krecz., *C. dimorphotheca* Stschegl., *C. duriusculiformis* V. Krecz., *C. rigescens* (Franch.) V. Krecz.), *C. duriuscula* C. A. Mey. (=*C. eleocharis* Bailey, *C. stenophylla* subsp. *eleocharis* (Bailey) Hult.).

Sect. 51. *Physodeae* Meinsh. (typus: *C. physodes* Bieb.): *C. physodes*, *C. subphysodes* M. Pop. ex V. Krecz. (=*C. physodes* subsp. *subphysodes* (M. Pop.) ex V. Krecz.) Kukkonen), *C. pachystylis* J. Gay.

Sect. 52. *Foetidae* Tuckerm. ex Kük. (typus: *C. foetida* All.). Subsect. 1. *Incurvae* Kük. (typus: *C. incurva* Lightf. =*C. maritima* Gunn.): *C. maritima* — subsp. *maritima* et subsp. *setina* (Christ) Egor. (=*C. incurva* var. *setina* Christ, *C. setina* (Christ) V. Krecz.). **Subsect 2. Pseudofoetidae (Egor.) Egor. stat. nov.** (=sect. *Foetidae* ser. *Pseudofoetidae* Egor. 1965, Нов. сист. высш. раст. 1965 : 73. — Ser. *Suberectae* Egor. l. c.: 73) (typus: *C. pseudofoetida* Kük.): *C. pseudofoetida* (=*C. slobodovii* V. Krecz.), *C. sajanensis* V. Krecz., *C. reptabunda* (Trautv.) Kük. **Subsect. 3. Enerves (Egor.) Egor. stat. nov.** (=sect. *Foetidae* ser. *Enerves* Egor. 1965, Нов. сист. высш. раст. 1965 : 74) (typus: *C. enervis* C. A. Mey.): *C. enervis* — subsp. *enervis* (=*C. similigena* V. Krecz.) et subsp. *acrifolia* (V. Krecz.) Egor. (=*C. acrifolia* V. Krecz, *C. pseudofoetida* subsp. *acrifolia* (V. Krecz.) Kukkonen).

Sect. 53. *Dispermae* Ohwi (typus: *C. disperma* Dew.): *C. disperma*.

Sect. 54. *Remotae* (Aschers. et Graebn.) C. B. Clarke (typus: *C. remota* L.): *C. remota*, *C. remotiuscula* Wahlenb., *C. rochebrunii* Franch. et Savat.[4]

Sect. 55. *Cyperoideae* C. Koch (typus: *C. cyperoides* Murr.=*C. bohemica* Schreb.): *C. bohemica*.

Sect. 56. *Ovales* (Kunth) Christ (typus: *C. ovalis* Good.): *C. maackii* Maxim., *C. ovalis* (=*C. argyroglochin* Hornem., *C. leporina* auct.), *C. pachystachya* Cham. ex Steud., *C. pyrophila* Gand.

Sect. 57. *Stellulatae* (Carey) Christ (typus: *C. stellulata* Good.=*C. echinata* Murr.): *C. echinata* (=*C. muricata* sensu V. Krecz.), *C. angustior* Mackenz., *C. omiana* Franch. et Savat.

Sect. 58. *Canescentes* (Fries) Christ (lectotypus: *C. cinerea* Poll.= *C. canescens* auct.): *C. elongata* L., *C. diastena* V. Krecz., *C. traiziscana* Fr. Schmidt, *C. nemurensis* Franch., *C. kreczetoviczii* Egor. (=*C. laeviculmis* auct.), *C. cinerea* (=*C. curta* Good., *C. canescens* auct.), *C. lapponica* O. Lang (=*C. canescens* subsp.

---

[4] Вид приведен по данным Кожевникова (1988).

lapponica (O. Lang) Hiit.), *C. bonanzensis* Britt., *C. brunnescens* (Pers.) Poir. (=*C. vitilis* Fries, *C. brunnescens* subsp. *vitilis* (Fries) Kalela), *C. pseudololiacea* Fr. Schmidt, *C. loliacea* L., *C. tenuiflora* Wahlenb., *C. heleonastes* Ehrh. (=*C. aa* Kom.), *C. marina* Dew. (=*C. amblyorhyncha* V. Krecz.), *C. mackenziei* V. Krecz., *C. glareosa* Wahlenb. (=*C. soriofkensis* Lévl. et Vaniot, *C. ushishirensis* Ohwi, *C. chishimana* Ohwi, *C. glareosa* subsp. *chishimana* (Ohwi) Worosch.), **C. pribylovensis* Macoun (=*C. glareosa* subsp. *pribylovensis* (Macoun) Halliday et Chater), *C. ursina* Dew., *C. lachenalii* Schkuhr (=*C. tripartita* auct.).

Subgen. 5. *Psyllophora* (Loisel.) Peterm. (=*Primocarex* Kük.) (lectotypus: *C. pulicaris* L.).

Sect. 59. *Caryotheca* V. Krecz. ex Egor. (typus: *C. phyllostachys* C. A. Mey.): *C. phyllostachys*.

Sect. 60. *Orthocerates* Koch (=sect. *Leucoglochin* (Ehrh. ex Heuff.) V. Krecz.) (typus: *C. microglochin* Wahlenb.): *C. microglochin*, *C. parva* Nees, *C. pauciflora* Lightf.

Sect. 61. *Obtusatae* (Tuckerm.) Mackenz. (=sect. *Genersichia* (Heuff.) V. Krecz. p. p.) (typus: *C. obtusata* Liljebl.): *C. obtusata*.

Sect. 62. *Petraeae* (O. Lang) Kük. (=sect. *Genersichia* (Heuff.) V. Krecz. p. p.) (lectotypus: *C. rupestris* All.): *C. argunensis* Turcz. ex Trev. (=*C. rupestris* subsp. *argunensis* (Turcz. ex Trev.) Worosch.), *C. rupestris*, *C. alticola* Popl. ex Sukatschev (=*C. rupestris* subsp. *alticola* (Popl. ex Sukatschev) Worosch.).

Sect. 63. *Callistachys* (Heuff.) Mackenz. (=sect. *Unciniiformes* Kük. subsect. *Callistachys* (Heuff.) Kük.) (typus: *C. pyrenaica* Wahlenb.): *C. micropodioides* V. Krecz. (=*C. pyrenaica* auct.), *C. micropoda* C. A. Mey. (=*C. pyrenaica* subsp. *micropoda* (C. A. Mey.) Hult.), **C. nigricans* C. A. Mey.

Sect. 64. *Rarae* C. B. Clarke (=sect. *Unciniiformes* Kük. subsect. *Capitellatae* (Meinsh.) Kük., sect. *Callistachys* (Heuff.) V. Krecz. p. p.) (typus: *C. rara* Boott). Subsect. 1. *Rarae* Egor. (typus: *C. rara*): *C. biwensis* subsp. *jankowskii* (Gorodk.) Egor. (=*C. jankowskii* Gorodk., *C. capillacea* auct., *C. biwensis* auct. non Franch. s. str.), *C. capillacea* Boott subsp. *aomorensis* (Franch.) Egor. (=*C. aomorensis* Franch., *C. capillacea* var. *aomorensis* (Franch.) Ohwi, *C. ontakensis* auct.). Subsect. 2. *Erostratae* Egor. (typus: *C. capitellata* Boiss. et Bal.): *C. capitellata*. Subsect. 3. *Capitellatae* (Meinsh.) Kük. (lectotypus: *C. uda* Maxim.): *C. uda*, *C. pseudodahurica* Khokhr., *C. onoei* Franch. et Savat. subsp. *capituliformis* (Meinsh. ex Maxim.) Egor. (=*C. capituliformis* Meinsh. ex Maxim., *C. onoei* var. *capituliformis* (Meinsh. ex Maxim.) Kitag., *C. onoei* auct. non Franch. et Savat. s. str.), *C. dahurica* Kük. — subsp. *chosenica* (Ohwi) Egor. (=*C. chosenica* Ohwi) et subsp. *dahurica*.

Sect. 65. *Cardiopera* V. Krecz. ex Egor. (typus: *C. bucharica* Kük.): *C. bucharica*.

Sect. 66. *Circinatae* Meinsh. (=sect. *Leptograstis* V. Krecz.) (typus: *C. circinata* C. A. Mey.): *C. hakkodensis* Franch., *C. anthoxanthea* C. Presl.

Sect. 67. *Scirpinae* (Tuckerm.) Kük. (=sect. *Thyrsanolepis* V. Krecz.) (typus: *C. scirpoidea* Michx.): *C. scirpoidea*.

Sect. 68. *Psyllophora* (Loisel.) Koch (=sect. *Unciniiformes* Kük. subsect. *Macrostylae* Kük.) (lectotypus: *C. pulicaris* L.): *C. pulicaris*.

Sect. 69. *Capituligerae* Kük. p. p. (=sect. *Microcephalae* (H. T. Holm) Kük., sect. *Ulvella* V. Krecz. p. p.) (lectotypus: *C. capitata* L.): *C. capitata*, *C. arctogena* H. Smith (=*C. capitata* f. *acrtogena* (H. Smith) Raymond, *C. capitata* subsp. *arctogena* (H. Smith) Hiit., *C. capitata* var. *arctogena* (H. Smith) Hult.), *C. oreophila* C. A. Mey.

Sect. 70. *Nardinae* (Tuckerm.) Mackenz. (=sect. *Microcephalae* Kük. p. p., sect. *Ulvella* V. Krecz., p. p.) (typus: *C. nardina* Fries): *C. hepburnii* Boott.

Sect. 71. *Dioicae* (Tuckerm.) Pax (=sect. Physiglochis (Neck.) V. Krecz. (typus: *C. dioica* L.). **Subsect. 1. Dioicae (Egor.) Egor. stat. nov.** (=sect. *Dioicae* ser. *Dioicae* Egor. 1965, Нов. сист. высш. раст. 1965 : 78) (typus: *C. dioica* L.): *C. dioica*, *C. gynocrates* Wormsk. (=*C. dioica* subsp. *gynocrates* (Wormsk.) Hult. **Subsect. 2. Redowskianae (Egor.) Egor. stat. nov.** (=sect. *Dioicae* ser. *Redowskianae* Egor. 1965, Нов. сист. высш. раст. 1965 : 78) (typus: *C. redowskiana* C. A. Mey.): *C. davalliana* Smith (=*C. scabra* Hoppe), *C. parallela* (Laest.) Sommerf. — subsp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor. (=*C. redowskiana* C. A. Mey.) et subsp. *parallela*, *C. kabanovii* V. Krecz. (=*C. yezoalpina* Akiyama).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Классификация осок подрода *Vignea* флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. М.; Л.: Наука, 1965. С. 57—83. — *Егорова Т. В.* Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. М.; Л.: Наука, 1966. 266 с. — *Егорова Т. В.* Заметки о номенклатуре рода *Carex* L. // Нов. сист. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 87—89. — *Егорова Т. В.* Система и конспект осок подрода *Carex* европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1972. Т. 9. С. 64—95. — *Егорова Т. В.* Сем. Осоковые — *Cyperaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 83—219. — *Егорова Т. В.* Новые таксоны рода *Carex* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 1985а. Т. 70, № 11. С. 1549—1554. — *Егорова Т. В.* Новые подсекции осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) секций *Scitae* Kük. и *Atratae* Pax // Нов. сист. высш. раст. 1985б. Т. 22. С. 62—67. — *Егорова Т. В.* Новые секции и подсекции осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 42—45. — *Егорова Т. В.*, *Трифонова С. Н.* Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры у видов рода *Carex* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой и филогенией рода // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1594—1605. — *Кожевников А. Е.* Новые виды *Carex* L. (sectio *Digitatae* (Fries) Christ) с советского Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 6. С. 127—137. — *Кожевников А. Е.* Сытевые, осоковые — *Cyperaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 175—403. — *Кречетович В. И.* Род Осока — *Carex* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 3. С. 111—464. — *Chang Y. L.*, *Yang Y. L.*, *Carex* L. // Flora plantarum herbacearum Chinae Boreali-Orientalis. Pekin, 1976. T. 11. P. 67—203. — *Chater A. O.* *Carex* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 290—323. — *Christ H.* Nouveau catalogue des *Carex* d'Europe // Bull. Soc. Bot. Belg. 1885. T. 24, pt 2. P. 10—20; 1888. T. 27, pt 2. P. 163—168. — *Dumortier B. C. J.* Florula Belgica. Tornati Nerviorum, 1827. 172 p. — *Hitchcock A. S.*, *Green M. L.* Species lectotypicae generum Linnaei // Brittonia. 1947. Vol. 6, N 1. P. 114—118. — *Hylander N.* Nordisk Kärlvaxtflora. Stockholm, 1966. T. 2. 456 S. — *Kern J. H.*, *Nooteboom H. P.* *Carex* // Steenis C. G. G. J. van (edit.). Flora Malesiana. Leyden, 1979. Ser. 1. Vol. 9. P. 107—183. — *Koyama T.* Classification of the family *Cyperaceae* (2) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.). 1962. Vol. 4, pt 4. 278 p. — *Kükenthal G.* Die Carexvegetation des außertropischen Südamerica // Bot. Jahrb. 1899. Bd 27, Hf 4. S. 485—563. — *Kükenthal G.* *Cyperaceae* — *Caricoideae* // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1909. Hf 38. 824 S. — *Mackenzie K. K.* *Cyperaceae* — *Cariceae* // North American Flora. New York, 1931—1935. Vol. 18, pt 1—7. 478 p. — *Meinshausen K. F.* Die Cyperaceen der Flora Russlands // Тр. Петерб. ботан. сада. 1901. Т. 18, вып. 3. С. 221—415. — *Nelmes E.* The genus *Carex* in Malaysia // Reinwardtia. 1951. Vol. 1, pt 3. P. 221—450. — *Nelmes E.* *Carex* L. // Clapham A. R. et al. Flora of the British isles. Cambridge, 1952. P. 1354—1409. — *Nilsson Ö.* *Carex* L. // Davis P. H. Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1985. Vol. 9. P. 73—158. — *Ohwi J.* *Cyperaceae* Japonicae. I // Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. 1936. Ser. B. Vol. II, N 5. P. 229—530. — *Pax F.* *Cyperaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. T. 2, Abt. 2. S. 96—130. — *Raymond M.* *Carices* indochinenses necnon siamenses // Mem. Jard. Bot. Montreal. 1959. N 53. P. 3—125. — *Tuckerman E.* Enumeratio methodica *Caricum* quarundam. Schenectadiae, 1843. 21 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

УДК 582.938 (479) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

Т. Г. Леонова

ОБЗОР СЕМЕЙСТВА ЛАСТОВНЕВЫХ (*ASCLEPIADACEAE*) КАВКАЗА

T. G. LEONOVA. THE SYNOPSIS OF THE *ASCLEPIADACEAE* FAMILY FROM THE CAUCASUS

Приводится ключ для определения 6 родов сем. Ластовневых флоры Кавказа, а также критический обзор 7 кавказских видов рода Ластовень (ключ для определения видов, синонимика, типовые образцы, географическое распространение).

Кавказские представители сем. Ластовневых

Публикуемый ключ принципиально отличается от изданных ранее преимущественным использованием макропризнаков, хорошо заметных невооруженным глазом. Предыдущие ключи (Победимова, 1952; Прилипко, 1957; Кутателадзе, 1967; Аветисян, 1980, и др.) базировались в основном на строении частей цветка и расположении пыльцевых зерен, что представляет определенные трудности при определении, особенно гербарного материала.

1. Кустарниковые лианы около 12 м дл. Листья диморфные: на старых побегах широкоэллиптические, 4—12 см дл., 2.5—7 см шир., тупые с коротким остроконечием, в основании закругленные, на молодых побегах — продолговато-эллиптические, 4—8 см дл., 1—3.5 см шир., длинно и оттянуто заостренные, в основании закругленные. Цветки 1.5—2 см диам., лепестки зеленовато-бурые, как и пыльники, по краю бородчатые; лопасти коронки остистые; пыльцевые зерна в тетрадах на ложковидно расширенном тельце. Листовки по 2, цилиндрические, 9—11 см дл., 0.7—0.8 см шир., голые . . . . *Periploca graeca* L. — Обвойник греческий.

+ Многолетние травы, полукустарники, реже кустарники с прямыми или вьющимися стеблями. Листья мономорфные, реже со слабо выраженным диморфизмом (род *Vincetoxicum*). Лепестки по краю голые, реже реснитчатые; лопасти коронки без остей; пыльцевые зерна в поллиниях. Листовки одиночные, яйцевидные или веретеновидные . . . . 2.

2. Прямые густо облиственные полукустарники 40—60 см выс. Листья супротивные, иногда в мутовках по 3, на молодых побегах — очередные, линейные, (2) 7—10 см дл., 0.4—0.5 см шир., острые, в основании суженные, с завернутым краем. Цветки белые, 10—12 мм в диам., лепестки с реснитчатым краем; лопасти коронки кувшинчато-ладьеобразные, с двумя неравной величины зубцами по бокам. Листовки продолговато-яйцевидные, вздутые, густо покрытые длинными мягкими колючками . . . . * *Gomphocarpus fruticosus* (L.) Ait. fil. — Гомфокарпус кустарниковый.[1]

+ Вьющиеся кустарники и прямые, реже вьющиеся многолетние травы. Листья только супротивные, от продолговато- до широкояйцевидных и эллиптических. Лепестки цельнокрайные; лопасти коронки плоские, реже колпачковидные. Листовки без колючек . . . . 3.

3. Листья в основании усеченные, слабо копьевидные или глубоко почковидно-стреловидные, со сближенными округлыми лопастями, на верхушке тупые, с коротким острием, редко острые. Вьющиеся кустарники и многолетние травы . . . . 4.

+ Листья в основании закругленные, клиновидно суженные или слабосердцевидные, на верхушке длинно и оттянуто или коротко заостренные, реже острые. Многолетние травы с прямым, реже вьющимся стеблем . . . 5.

---

[1] «Звездочкой» отмечены заносные и более-менее широко культивируемые виды.

4. Вьющиеся кустарники около 1 м дл., густо покрытые белыми волосками. Листья 5—8 см дл., 2—2.5 см шир., продолговато-яйцевидные, в основании усеченные и слабокопьевидные, снизу беловато-войлочные; черешки 1.5—3 см дл. Цветки белые, с розовыми полосками, 15—20 мм в диам.; венчик колокольчатый, с расширенной в основании трубкой и прямыми лопастями. Листовки продолговато-яйцевидные, вздутые, 8—10 см дл., 4—6 см шир., с налетом из густых мельчайших волосков . . . . * *Araujia sericifera* Brot. — Араужия шелковистая.

+ Вьющиеся многолетние травы около 3 м дл., голые или рассеянно и коротко опушенные. Листья 2—10 (15) см дл., 1.5—8 (10) см шир., яйцевидные, реже треугольно-яйцевидные, в основании глубоко почковидные, со сближенными лопастями; черешки (1) 2.5—5 (7) см дл. Цветки розовые или белые, 6—8 мм диам., венчик колесовидный. Листовки линейные, 6—15 см дл., 0.5—1 см шир., изогнутые по боковому шву, остро оттянутые на верхушке, коротко опушенные (особенно молодые) . . . . *Cynanchum acutum* L. — Цинанхум острый.

5. Стебли многочисленные, прямые, 100—150 см выс. Листья 15—28 см дл., 5—12 см шир., в основании закругленные или суженные, на верхушке с коротким остроконечием, снизу густо беловато опушенные. Соцветия многоцветковые, почти шаровидные. Цветки ярко-розовые, 15—20 мм в диам., лепестки снизу опушенные. Листовки эллиптические, 6—11 см дл., 2—3 см шир., со щетинковидными шипиками и густым коротким беловатым опушением . . . . * *Asclepias syriaca* L. — Ваточник сирийский.

+ Стебли малочисленные, прямые, (6) 20—80 см выс. или вьющиеся, около 100—200 см дл. Листья 2—7 (13.5) см дл., 0.8—5 (9) см шир., в основании закругленные, суженные, слабо- или глубокосердцевидные, на верхушке острые, коротко или длинно и оттянуто заостренные, голые или негусто опушенные по краям и жилкам с обеих сторон. Соцветия малоцветковые. Цветки белые, зеленоватые, светло- или темно-красные, 4—8 (10) мм диам.; лепестки голые или сверху опушенные. Листовки веретеновидные, 3—8 см дл., 0.4—1.2 см шир., голые или волосистые . . . . *Vincetoxicum* N. M. Wolf — Ластовень.

Обзор видов рода Ластовень (*Vincetoxicum* N. M. Wolf) флоры Кавказа

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *VINCETOXICUM*

1. Средние листья эллиптические и яйцевидные или продолговато-эллиптические и продолговато-(реже широко)яйцевидные, длинно и оттянуто заостренные или острые, в основании закругленные, реже слабосердцевидные; черешки (0.5) 1—1.5 (2) см дл., тонкие. Стебли прямостоячие, (6) 30—80 см выс., или вьющиеся, 100—200 см дл. . . . . 2.

+ Средние листья широкояйцевидные, иногда почти округлые, коротко заостренные, в основании от глубоко сердцевидных до усеченных; черешки 0.1—0.6 (1) см дл., толстые. Стебли прямостоячие, 30—60 см выс. . . . 5.

2. Стебли прямостоячие, 6—20 см выс. Листья 2.5—5.5 см дл., 0.8—2 (5) см шир.; черешки 0.5—1.5 см дл. Лепестки красновато-бурые, голые или слабо опушенные; коронка с широкими закругленными лопастями и треугольно-яйцевидными промежуточными зубчиками . . . . 5. *V. fuscatum* (Hornem.) Endl.

+ Стебли вьющиеся (иногда только на верхушке), 1—2 м дл., или прямостоячие, 30—70 см выс. Листья (2) 4—13.5 см дл., 2.5—9 см шир.; черешки

(0.5) 1—2 см дл. Лепестки темно-красные или от зеленоватых до буровато-красных, густо опушенные или же белые, голые, иногда в верхней части слабоволосистые; коронка без промежуточных зубчиков . . . . . . 3.

3. Стебли прямостоячие, 30—70 см выс., реже на верхушке слабо вьющиеся, достигающие 150 см дл. Цветки (6) 8—10 мм в диам.; лепестки белые, голые или только в верхней части сверху рассеянно-волосистые; коронка с острыми треугольно-яйцевидными лопастями . . . . 1. *V. hirundinaria* Medik.

+ Стебли вьющиеся, (60) 100—200 см дл. Цветки 4—6 (8) мм в диам.; лепестки от зеленоватых до буровато-красных или черно-бурые, сверху густо опушенные; коронка с закругленными лопастями . . . . 4.

4. Лепестки черно-бурые, густо и длинно опушенные; коронка глубоко рассечена на лопасти . . . . 4. *V. scandens* Somm. et Levier

+ Лепестки от зеленоватых до буровато-красных, коротко опушенные, изредка голые; коронка рассечена на лопасти на $^{1}/_{3}$ . . . . 3. *V. rehmannii* Boiss.

5. Лепестки желтовато-белые, голые или рассеянно-волосистые; коронка глубоко рассечена на острые треугольно-яйцевидные лопасти, без промежуточных зубчиков . . . . 2. *V. albowianum* (Kusn.) Pobed.

+ Лепестки от красных до почти черных, голые . . . . 6.

6. Цветки скучены в почти головчатые зонтики короче листьев (редко превышают их); лепестки темно-красные, иногда почти черные; коронка с треугольно-яйцевидными острыми лопастями без промежуточных зубчиков. Стебли прямостоячие. Листья в основании глубокосердцевидные . . . . 6. *V. funebre* Boiss. et Kotschy

+ Цветки в рыхлых малоцветковых зонтиках, превышающих листья (реже равны им); лепестки от зеленоватых до светло-красных; коронка с широкими закругленными лопастями и мелкими промежуточными зубчиками. Стебли прямостоячие, иногда на верхушке слабо вьющиеся. Листья от сердцевидных до усеченных . . . 7. *V. schmalhausenii* (Kusn.) Stank.

Род *Vincetoxicum* N. M. Wolf, 1776, Gen. Pl. Vocab. Char. Desf.: 130. — *Alexitoxicon* St.-Lag. [1880, Ann. Soc. Bot. Lyon, 7 : 67, nom provis.] 1882, op. cit. 9 : 539, nom. illegit.; Побед. 1962, Taxon, 11, 5 : 173. — *Antitoxicum* Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 674. — Ластовень.

Sect. *Vincetoxicum*. — *Antitoxicum* Pobed. sect. *Euantitoxicum* Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 780, 752, nom. illegit.

1. *V. hirundinaria* Medik. 1770, Hist. Comment. Acad. Elect. Theod.-Palat. (Mannheim) Phys. 6 : 404; В. Авет., 1980, Фл. Армении, 7 : 24. — *Asclepias vincetoxicum* L. 1753, Sp. Pl. : 216. — *Vincetoxicum officinale* Moench, 1794, Meth. Pl. : 717. — *Cynanchum laxum* Bartl. 1844, in C. Koch, Taschenb. : 350. — *Vincetoxicum laxum* (Bartl.) Gren. et Godr. 1850, Fl. Fr. 2 : 480. — *V. stauropolitanum* Pobed. 1951, Бот. мат. (Ленинград), 14 : 284. — *Antitoxicum stauropolitanum* (Pobed.) Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 695, sine auct. epith. — *A. officinale* (Moench) Pobed., *A. laxum* (Bartl.) Pobed. 1952, цит. соч. : 697, 701. — *A. cretaceum* Pobed. 1952, цит. соч. 753, 702. — *Vincetoxicum cretaceum* (Pobed.) Wissjul. 1958, Фл. УРСР, 8 : 285. — *Alexitoxicum laxum* (Bartl.) Pobed. 1962, Taxon, 11, 5 : 174; Кутател. 1967, в Гроссг., Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 223, comb. superfl. — *A. stauropolitanum* (Pobed.) Pobed., *A. cretaceum* (Pobed.) Pobed. 1962, l. c. : 174. — *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers. subsp. *laxum* (Bartl.) V. Avet. 1967, Биол. журн. Армении, 20, 2 : 103. — *Vincetoxicum hirundinaria* subsp. *cretaceum* (Pobed.) Markgraf, 1971, J. Linn. Soc. London (Bot.), 64, 4 : 374, 375. — *V. hirundinaria* subsp. *hirundinaria* : Markgraf, 1972, Fl. Europ. 3 : 73. — Л. лекарственный.

Описан по материалам из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ : Абх., Инг.-Рион (север); ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг; ЮЗ : Занг.[2]

Ю. и В. (центр и юг) Европа; Юго-Зап. (Турция) и Сев. (юг Западной Сибири) Азия.

Примечание. *V. stauropolitanum* и *V. cretaceum* объединены мною с *V. hirundinaria* на основании одинаковой формы листьев и лопастей коронки тычинок, одинаковой окраске голого, реже в верхней части рассеянно волосистого венчика. Единственное отличие *V. hirundinaria* от названных видов состоит в том, что иногда в тени его стебли начинают слабо виться на верхушке и удлиняются до 120 см. На открытых местах стебли *V. hirundinaria* прямые, 20—70 см выс. и соответствуют форме и размерам стеблей *V. stauropolitanum* и *V. cretaceum*.

На первый взгляд может показаться достаточным для видового обособления *V. cretaceum* его мелкие [2—4 см дл., 0.8—2 см шир.] и острые листья. Однако подобные листья наряду с крупными (достигающими 13 см дл. и 6.5 см шир.) и оттянуто заостренными листьями встречаются и у *V. hirundinaria*, особенно у поврежденных экземпляров и выросших в сильно засушливых местах.

2. *V. albowianum* (Kusn.) Pobed. 1968, Нов. сист. высш. раст. 1968: 178; Побед. 1973, цит. соч. 10 : 341, comb. superfl. — *Cynanchum albowianum* Kusn. 1905, Fl. Cauc. Crit. 4, 1 : 445. — *Antitoxicum albowianum* (Kusn.) Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 694. — *A. stepposum* Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 752, 702. — *Vincetoxicum stepposum* (Pobed.) A. et D. Löve, 1961, Bot. Notis. 114, 1 : 42; Побед., 1973, Нов. сист. высш. раст. 1973, 10 : 34, comb. superfl. — *Alexitoxicon albowianum* (Kusn.) Pobed. 1962, Taxon, 11, 5 : 174. — *A. stepposum* (Pobed.) Pobed. 1962, l. c. : 174. — *Vincetoxicum hirundinaria* subsp. *stepposum* (Pobed.) Markgraf, 1971, J. Linn. Soc. London (Bot.), 64 : 375. — *Cynanchum laxum* × *C. funebre* Kusn., *C. funebre* × *C. schmalhausenii* Kusn. 1905, Fl. Cauc. Crit, 4, 1 : 467, 471, p. p. — *C. laxum* × *C. schmalhausenii* Kusn., in herb.

Описан из Абхазии и Аджарии. Лектотип: «Абхазия, по известковым скалам, на подъеме к роднику Дзичха от сел. Калдахвара, 500′, VI 1892, Альбов» (TBI!).

ЗП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб. и В. Куб. — в бассейне р. Кубань; ЦК: В. Тер.; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Месх.

В. Европа (юг).

Примечание. *V. stepposum* отнесен мною к синонимам *V. albowianum* вследствие одинаковой формы широкояйцевидных, иногда почти округлых листьев с сердцевидным основанием и коротко, иногда более-менее длинно заостренной верхушкой. Длина черешка (0.1—0.6 см дл.), форма компактного соцветия и желтовато-белая окраска лепестков у них также одинаковы. Лепестки у *V. stepposum* голые, у *V. albowianum* также большей частью голые, но иногда встречаются рассеянно опушенные на верхней поверхности. Это единственное различие не может считаться таксономическим признаком.

3. *V. rehmannii* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 53. — *Antitoxicum rehmannii* (Boiss.) Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 682. — *Alexitoxicon rehmannii* (Boiss.) Pobed. 1962, Taxon, 11, 5 : 174. — ? *Vincetoxicum amplifolium* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 592, nom. ambig.; Taxт. 1972, в Тахт. и Ан. Фед. Фл. Ерев. : 203; В. Авет. 1980, Фл. Армении, 7 : 22, nom. ambig. — ? *Cynanchum amplifolium* (C. Koch) V. Avet. 1967, Биол. журн. Армении, 20, 2 : 103, non valide publ., nom. ambig.

Описан с Кавказа из окр. г. Орджоникидзе (Сев. Осетия). Тип: «in fruticetis Caucasi circa Vladikaukas (Rehm. exs. sub *V. medio*)» (FI).

---

[2] Распространение дано по районированию, принятому для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1986).

ЗП: З. Ставр. (юг); ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ: Абх.; ЦЗ; ВЗ: все районы, кроме Н. Кур. и вост. Ширв.; ЮЗЗ; ЮЗ: все районы, кроме Нах. Эндемик.

4. *V. scandens* Somm. et Levier, 1892, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 1 : 158. — ? *V. amplifolium* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 592, nom. ambig.; Тахт. 1972, в Тахт. и Ан. Фед. Фл. Ерев. : 203; В. Авет. 1980, Фл. Армении, 7 : 22. — *Antitoxicum scandens* (Somm. et Levier) Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 680. — *Alexitoxicon scandens* (Somm. et Levier) Pobed. 1962, Taxon, 11, 5 : 174. — ? *Cynanchum amplifolium* (C. Koch) V. Avet. 1967, Биол. журн. Армении, 20, 2 : 103, non valide publ., nom ambig.

Описан по материалам из Аджарии (г. Батуми) и Сванетии. Лектотип: «Batum ad Pontum Euxinum in collibus maritimis, inter dumeta scandens, 16 VI 1890, N 981, S. Sommier et Levier» (LE!; iso — FI).

ЗП: Аз.-Куб. (юг), З. Ставр. (юг); ВП: В. Ставр. (р. Кума); ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: все районы, кроме Н. Кур., а также центр. и вост. Ширв.; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Ю. (юг Крыма) и В. (юг и юго-восток) Европа; Юго-Зап. Азия (сев. Турция, сев. Иран).

Примечание. Вид очень близок *V. rehmannii*, от которого отличается, однако, черно-бурыми или почти черными, несколько более мелкими (4—6, редко 8 мм в диам.) цветками с более густым и длинным опушением лепестков. У *V. rehmannii* цветки 6—7 мм в диам., от зеленоватых до буровато-красных; коронка тычинок у обоих видов одинаковой формы и без промежуточных зубчиков.

На основании имеющихся различий считаю целесообразным сохранить видовой статус для каждого из них. В этом случае эпитет *V. amplifolium* C. Koch не может быть применен ни к одному из этих видов, так как в протологе своего таксона C. Koch не указал окраску венчика; типовой же экземпляр не сохранился.

5. *V. fuscatum* (Hornem.) Endl. 1848, Cat. Horti Vindob. 1 : 474; Тахт. 1972, в Тахт. и Ан. Фед. Фл. Ерев. : 203. — *Asclepias fuscata* Willd. 1813, Enum. Pl. Horti Berol. Suppl. : 13, nomen nud. — *A. fuscata* Hornem. 1819, Suppl. Horti Bot. Hafn. : 29. — *Cynanchum minus* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 27. — *Vincetoxicum minus* (C. Koch) C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 590. — *V. kusnetzowii* Bordzil. 1928, Изв. Киев. бот. сада, 7—8 : 20. — *Antitoxicum minus* (C. Koch) Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 687. — *Alexitoxicon minus* (C. Koch) Pobed. 1962, Taxon, 11, 5 : 174. — *Vincetoxicum fuscatum* subsp. *fuscatum*: Browich, 1978, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 6 : 171.

Описан по выращенным в Берлинском ботаническом саду экземплярам неизвестного происхождения (B).

ЮЗЗ : Араг.; ЮЗ : Ерев., Дар., Нах., Занг., Т. (юго-запад).

Ю. В. Европа (Балканский п-ов, Крым); Юго-Зап. Азия (Турция).

6. *V. funebre* Boiss. et Kotschy, 1849, in Boiss., Diagn. Pl. Or. ser. 1, 11 : 79. — *Antitoxicum funebre* (Boiss. et Kotschy) Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 691. — *Alexitoxicon funebre* (Boiss. et Kotschy) Pobed. 1962, Taxon, 11, 5 : 174.

Описан из сев. Ирана с горы Демавенд. Тип: «in fauce Nasserou et prope pagum Garm Ab in monte Demawend [1890 m, 22 VI 1843], Kotschy 359» (G).

ЗК: Бело-Лаб. (юг), Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ : Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ : Карт.-Ю. Ос.; ВЗ : Алаз.-Агрич., Ширв. (юго-восток), Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ : Месх.; ЮЗ : Нах. (горный), Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев. Турция, сев. Иран).

7. *V. schmalhausenii* (Kusn.) Stank. 1949, в Станков и Талиев, Опред. высш. раст. европ. части СССР : 589; Markgraf, 1972, J. Linn. Soc. London (Bot.), 65, 4 : 358, comb. superfl. — *Cynanchum schmalhausenii* Kusn. 1905, Fl. Cauc.

Crit. 4, 1 : 469. — *Antitoxicum schmalhausenii* (Kusn.) Pobed. 1952, Фл. СССР, 18 : 684. — *Alexitoxicon schmalhausenii* (Kusn.) Pobed. 1962, Taxon, 11, 5 : 174.

Описан по материалам из Крыма и сев. Кавказа (In Tauria et Caucaso septentri, in fruticetis, ad 3000!"). Лектотип: «Подкумок, 2000′, 5 VII 1889, И. Акинфиев» (LE!).

ВП: З. Ставр. (Ставрополь); ЗК : Бело-Лаб.; ЦК; ВК; СЗЗ : Анап.-Гел.; ЗЗ : Абх. (Цебельда); ЦЗ : Карт.-Ю. Ос.; Т. (Лерик).

Юго-Вост. Европа (Крым).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Сем. Ластовневые // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1980. Т. 7. С. 18—28. — *Кутателадзе Ш. И.* Сем. Ластовневые // Флора Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР, 1967. Т. 7. С. 219—227. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Победимова Е. Г.* Сем. Ластовневые // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 663—718. — *Прилипко Л. И.* Сем. Ластовневые // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1957. Т. 7. С. 108—115.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1990.

УДК 582.734 479)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

В. Н. Гладкова

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *PYRUS* (*ROSACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

V. N. GLADKOVA. THE SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *PYRUS* (*ROSACEAE*) FOR THE FLORA OF THE CAUCASUS

Выявлен видовой состав рода *Pyrus* на Кавказе, дана система рода и ключ для определения видов. Проанализированы причины изменчивости рода *Pyrus* на Кавказе.

В обобщающей сводке по дендрофлоре Кавказа Я. С. Медведев (1919) приводит для этой территории 4 вида рода груша *Pyrus* L.: *P. communis* L. (повсеместно в горных лесах), *P. elaeagnifolia* Pall. (в сухих местностях долины Куры, в Карабахе и Армении), *P. salicifolia* Pall. (в предгорьях и на равнинах Северного Кавказа, по Куме, Кубани, Тереку, повсеместно в восточном Закавказье и в Армении) и *P. syriaca* Boiss. (кое-где в восточном Закавказье и в Армении). В пределах *P. elaeagnifolia* Медведев выделяет 4 формы.

Ю. Н. Воронов (1925) в предварительном сообщении о дикорастущих грушах Кавказского края различает на основе имевшихся к тому времени гербарных материалов 8 видов: *P. communis* (по всему Кавказу) с дифференцированными расами *P. balansae* Decne. и *P. boissierana* Buhse на юго-западе и юго-востоке его кавказского ареала; *P. salicifolia* с основной частью ареала на Северном Кавказе; *P. syriaca* Boiss. в южном Закавказье с двумя локальными расами *P. raddeana* Woronow (южный Карабах) и *P. oxyprion* Woronow (Кагызманский округ в Турции); *P. taochia*, замещающая в турецкой Армении *P. elaeagnifolia*, которая, по мнению Воронова, в типичном виде на Кавказе не встречается.

Во «Флоре СССР» В. П. Малеев (1939) приводит для Кавказа уже 12 видов, объединяя их в ряды: *Communes* Maleev (*P. communis*, *P. balansae*, *P. boissierana*); *Sinenses* Maleev (*P. grossheimii* Fed.); *Ponticae* Maleev (*P. taochia*, *P. salicifolia*, *P. takhtadzhianii* Fed.); *Syriacae* Maleev (*P. syriaca*, *P. sosnovskyi* Fed., *P. oxyprion*, *P. raddeana*, *P. zangezura* Maleev).

К моменту выхода в свет «Флоры Кавказа» (Гроссгейм, 1952) рядом авторов (Рубцов, 1941; Гейдеман, 1941; Кутателадзе, 1942, 1947а, б; Гроссгейм, 1944) было описано еще 15 видов, их общее число, приводимое во флоре Кавказа, составило уже 27.

Значительный вклад в изучение систематики груш на Кавказе внесли Ан. А. Федоров (1954а, б, 1958), дополнивший список видового состава и разработавший систему рода применительно к флоре Кавказа, и Ш. И. Кутателадзе (1947б, 1980), опубликовавшая обзор грузинских видов рода. Описание видов позднее продолжили Я. И. Мулкиджанян (1965, 1969), В. Н. Гладкова (1987, 1988, 1989), и к настоящему времени для Кавказа приводятся 32 вида груш. Род груша, таким образом, обнаруживает на Кавказе значительный полиморфизм, Кавказ является главным центром его разнообразия.

Какие же причины определили это разнообразие?

С нашей точки зрения, в основе этого явления лежат 2 группы факторов, одна из которых относится к естественному эволюционному процессу, а другая связана с деятельностью людей.

Естественный процесс видообразования у груши на Кавказе складывался под влиянием разнообразия природных условий, наличия высотной поясности и большого количества экологических ниш. Природная морфологическая изменчивость по степени опушения, величине и форме листьев, размеру и форме плодов и плодоножек свойственна многим видам, при этом, по наблюдениям Воронова (1925), она носит гомоклинальный характер. Многие деревья с крайними проявлениями этой изменчивости описывались в качестве самостоятельных таксонов.

Изучая полиморфизм груши на Кавказе, следует принять во внимание то обстоятельство, что здесь сошлись пути двух естественных групп видов, сформировавшихся в разных климатических условиях двух основных очагов видообразования рода *Pyrus*. К первой группе принадлежат более или менее мезофильные виды, чьи предки были компонентами древнетретичной лесной флоры, рефугиумы которой до сих пор сохранились в реликтовых убежищах в Восточной Азии и Закавказье. К числу этих видов относятся *P. pyrifolia* (Burm. f.) Nakai, *P. zangezura* Maleev, *P. browiczii* Mulk., *P. hyrcana* Fed., *P. caucasica* Fed.

Ко второй группе принадлежат ксерофильные сильно опушенные виды типа *P. salicifolia*, предки которых сформировались в более позднее время в засушливых условиях Средиземноморья. Современное симпатрическое распространение на Кавказе видов этих двух больших групп обусловило интенсивные гибридизационные процессы между ними, приведшие к возникновению многочисленных в той или иной мере устойчивых форм с признаками, промежуточными между признаками родительских видов. Легкости гибридизации у груш способствует их стабильная диплоидность, почти все изученные дикорастущие виды имеют соматическое число хромосом $2n=34$. В потомстве гибридов таких видов не возникает препятствий (нарушений мейоза, образования нежизнеспособных гамет) для повторных скрещиваний, и не исключено, что некоторые груши несут в себе генетический материал нескольких видов. При семенном возобновлении происходит расщепление признаков, а разнообразие экологических ниш способствует сохранению всех этих форм, которые иногда образуют рощи благодаря свойственному многим грушам вегетативному размножению корневыми отпрысками.

Морфологически сходные формы возникают в гибридогенных циклах в разных точках областей распространения родительских видов, создавая иллюзию наличия ареала, и довольно частая встречаемость похожих форм дала основание для описания многих из них также в ранге самостоятельных видов.

Не в меньшей степени способствовала интенсивным процессам формообразования у груш деятельность человека. Нетрудно заметить, что основные очаги «видообразования» сосредоточены вокруг современных и заброшенных селений, вокруг древних мест деятельности людей. Так, из окрестностей сел Личк и Таштун Мегринского р-на Армении описаны *P. complexa* Rubtz., *P. raddeana* Woronow, *P. elata* Rubtz., *P. voronovii* Rubtz. На руинах монастыря Аменапркич в окрестностях Еревана находятся классические местообитания *P. sosnovskyi* Fed., *P. tamamschanae* Fed., многие другие виды описаны по единичным экземплярам с полей, обочин дорог.

Кавказ — древнейший очаг культуры плодовых растений. Здесь на протяжении веков проводилась их селекция путем облагораживания местных дикорастущих форм и создания сортов на основе гибридизации, часто многоступенчатой (Туз, 1983). Исторические миграции людей также обогащали сортимент груш новыми сортами. В течение длительного времени происходило взаимопроникновение местных видов и культурного сортимента. Культурные сорта нередко дичали. Происходил также случайный и преднамеренный «подсев» культурных груш в дикую природу, а возможности гибридизации еще усиливали этот формообразовательный процесс.

Таким образом, полиморфизм кавказских груш сложился под влиянием множества факторов, главными из которых являются разнообразие природных условий, интенсивные гибридизационные процессы, одичание сортов.

Исследователь встает перед реальным фактом существования множества морфотипов груш в природе. Как трактовать такое многообразие? Ведь каждому реально существующему морфотипу, отличающемуся от другого, необходимо дать какое-то название. Несмотря на то что таких названий может быть много, с нашей точки зрения, целесообразно рассматривать эти многочисленные морфотипы в ранге мелких видов, помня при этом, что они не являются «хорошими» видами в обычном понимании. Соподчинить их в иерархической системе, рассматривая в качестве форм и разновидностей более крупных видов, в большинстве случаев не представляется возможным, поскольку многие из этих морфотипов имеют сложную и не вполне ясную природу. Систематика груш на видовом уровне вынужденно строится поэтому на типологической концепции вида.

Исходя, однако, из реальной трудности определения этих микровидов и вероятности встречаемости в природе еще многих неучтенных морфотипов, мы попытались для целей практической систематики объединить некоторые из них в группы — виды-агрегаты, в каждый из которых вошли мелкие виды общего происхождения. В одних случаях это гибридогенный комплекс, в других — близкие сорта в разных стадиях одичания, в третьих — виды, отражающие природную вариабельность. Для названия агрегатов выбраны виды по признаку приоритетности, так как мы не исключаем возможности рассматривать все мелкие виды, входящие в агрегат, в качестве одного крупного вида с соответствующим приоритетным названием.

В приводимой системе кавказских видов рода *Pyrus* объем и состав секций, выделенных Федоровым, значительно пересмотрен.

Система рода *Pyrus* L флоры Кавказа

Секция *Pashia* Koehne: *P. pyrifolia* (Burm. f.) Nakai, *P. browiczii* Mulk.

Секция *Pyrus*: *P. grossheimii* Fed., *P. communis* L., *P. hyrcana* Fed., *P. caucasica* Fed., *P. sosnovskyi* Fed. aggr. (*P. sosnovskyi* Fed., *P. tamamschanae* Fed., *P. ketzkhovelii* Kuth., *P. vsevolodii* Heideman, *P. demetrii* Kuth).

Секция *Xeropyrenia* Fed.: *P. zangezura* Maleev aggr. (*P. zangezura* Maleev, *P. nutans* Rubtz., *P. pseudosyriaca* Gladkova, *P. daralaghezi* Mulk.), *P. raddeana* Woronow aggr. (*P. raddeana* Woronow, *P. complexa* Rubtz., *P. acutiserrata* Gladkova), *P. voronovii* Rubtz., *P. elata* Rubtz.

Секция *Argyromalon* Fed.: *P. salicifolia* Pall. aggr. (*P. salicifolia* Pall., *P. medvedevii* Rubtz., *P. theodorovii* Mulk., *P. hajastana* Mulk., *P. oxyprion* Woronow, *P. fedorovii* Kuth.), *P. georgica* Kuth. aggr. (*P. georgica* Kuth., *P. chosrovica* Gladkova, *P. megrica* Gladkova, *P. sachokiana* Kuth.), *P. takhtadzhianii* Fed. aggr. (*P. takhtadzhianii* Fed., *P. gergerana* Gladkova).

Восточноазиатская секция *Pashia* представлена в южном Закавказье и Талыше двумя видами, характеризующимися опадающими долями чашечки у плодов. Оба вида по своему происхождению являются, по-видимому, одичавшими культиварами. Признаки настоящей груши поздней *P. pyrifolia* (=*P. serotina* Rehder) у одичавших экземпляров не всегда выдержаны, плоды их мелкие, а чашелистики на плодах иногда сохраняются. В пределы этой изменчивости укладывается и одна из отклоняющихся форм, первоначально описанная нами как *P. ussuriensis* Maxim. var. *heterophylla* Gladkova (Гладкова, 1988).

Секция *Pyrus* представлена на Кавказе двумя дикорастущими автохтонными видами (*P. caucasica*, *P. hyrcana*) и четырьмя видами культигенного происхождения. Следуя А. Terpo и J. Franco (1968), мы оставляем линнеевское название *P. communis* за культивируемыми грушами, а дикорастущих представителей этого родства — лесную европейскую *P. pyraster* Burgsd. и горнолесную кавказскую *P. caucasica* — рассматриваем как самостоятельные виды. *P. caucasica* (см. рисунок, *1*) растет почти повсеместно в лесистой части Кавказа в лиственных лесах от нижнего (поймы рек) до среднегорного пояса, поднимаясь до верхней границы леса, а в долинах рек и на вырубках нередко образует рощи. На крайнем юго-востоке (Талыш и прилегающие низменные районы Прикаспия) она замещается особой эндемичной расой *P. hyrcana*, характеризующейся пильчатыми опушенными листьями и являющейся, возможно, реликтом предкового типа груш этого родства, входившего в состав древнетретичной листопадной флоры. Морфологическое сходство этих видов с некоторыми восточноазиатскими видами свидетельствует об их общих корнях и родственных связях.

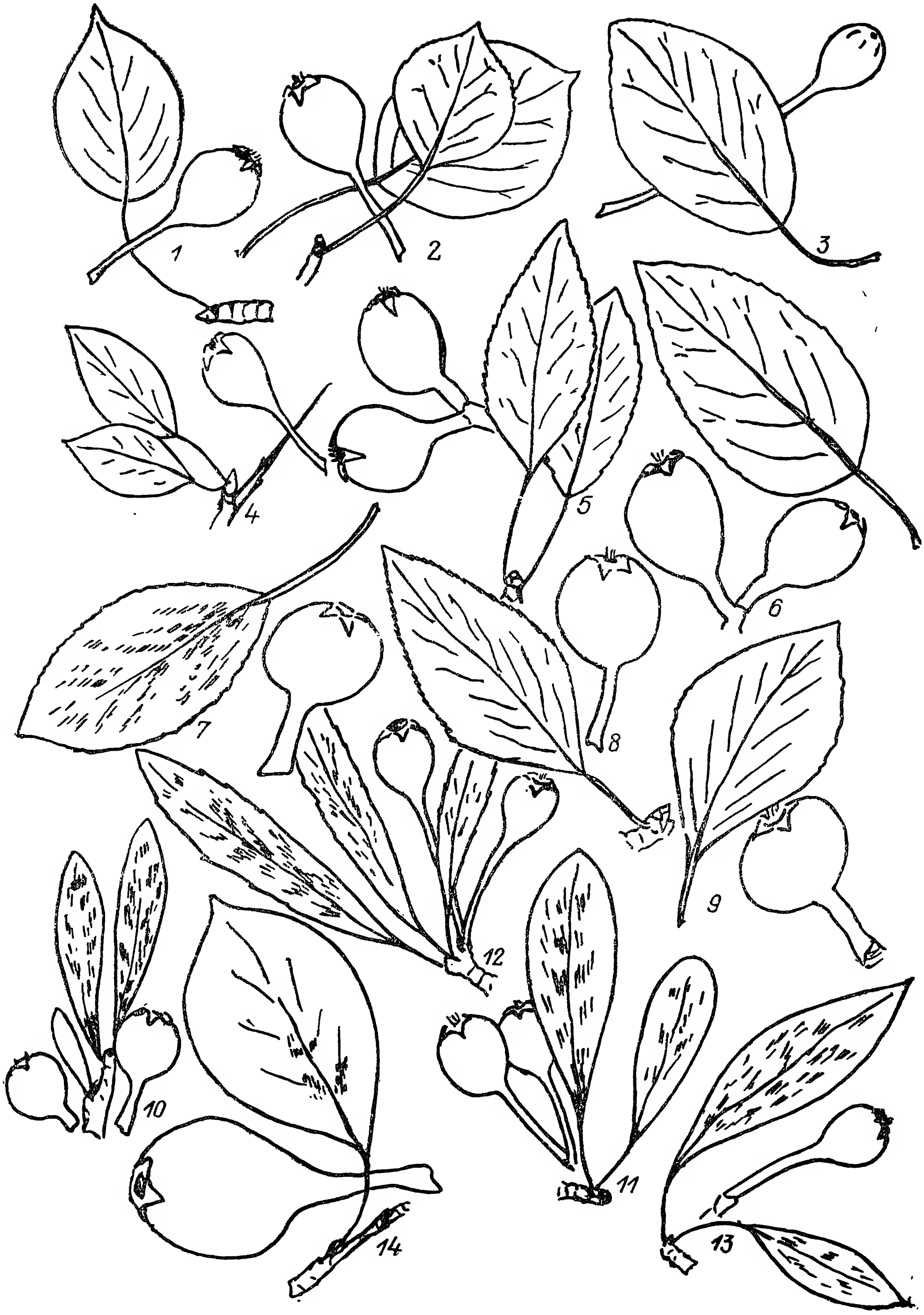
Одичавшие сорта *P. communis* характеризуются большей частью кожистыми светло-зелеными округлыми, а иногда широкоэллиптическими листьями с остроконечием, по краю цельными или городчато-пильчатыми. Плоды у них разнообразной формы, иногда неправильные, асимметричные, на очень длинной ножке. Многие кавказские экземпляры *P. communis* (см. рисунок, *2*) имеют большое сходство со среднеазиатскими представителями этого родства, относимыми к особому виду *P. turcomanica* Maleev. Вполне вероятно, что после более подробного изучения гербарных материалов груши туркменской из Копетдага будет возможным отождествить эти 2 вида. Гибридом *P. communis* с китайскими сортами является, по-видимому, *P. grossheimii*.

Мы не нашли оснований для отнесения встречающихся на юго-западе и юго-востоке Закавказья пильчатолистных форм *P. caucasica* к особым видам *P. balansae* и *P. boissieriana* и исключили эти виды из флоры Кавказа (Гладкова, 1988, 1989).

Сорта груш типа *P. communis* дали начало мелколистным видам, объединяемым нами в агрегат *P. sosnovskyi* (см. рисунок, *4*). Эти виды характеризуются неустойчивыми признаками: варьируют по форме листьев, размеру плодоножек, форме и величине плодов.

P. ketzkhovelii с более устойчивыми признаками занимает промежуточное положение между *P. caucasica* и *P. sosnovskyi* s. str. В последний вид мы (Гладкова, 1989) включаем также описанную по вегетативным экземплярам с горы Элляроюгу (Азербайджан) *P. eldarica* Grossh.

В секцию *Xeropyrenia* входят виды с эллиптическими или ромбовидно-эллиптическими пильчатыми или городчато-пильчатыми листьями, голыми (агрегат *P. zangezura*) или в той или иной мере опушенными (агрегат *P. raddeana*). Виды этой секции характерны для южного Закавказья, они растут по сухим склонам, каменистым местам до среднегорного пояса и поднимаются в составе



Листья и плоды видов рода *Pyrus*.

1 — P. caucasica, 2 — P. communis, 3 — P. browiczii, 4 — P. sosnovskyi, 5 — P. pseudosyriaca, 6 — P. zangezura, 7 — P. complexa, 8 — P. elata, 9 — P. voronovii, 10 — P. salicifolia, 11 — P. medvedevii, 12 — P. hajastana, 13 — P. georgica, 14 — P. takhtadzhianii.

светлых лесов до верхнего лесного пояса. Настоящая *P. syriaca* Boiss. на Кавказе, по-видимому, не встречается. Некоторые гербарные образцы из Карабаха (сборы И. О. Шовица) и из Мегринского р-на (сборы А. Б. Шелковникова) по листьям похожи на *P. syriaca* из классического местонахождения в Сирии, но характерных для этого вида плодов на очень длинной булавовидной ножке в сочетании с такими листьями нам не встречалось. Близкие к *P. syriaca* виды, входящие в агрегат *P. zangezura*, отличаются главным образом листьями: мелкими остроэллиптическими — *P. nutans*, широкоэллиптическими с клиновидным основанием — *P. pseudosyriaca* (см. рисунок, *5*), удлиненно-эллиптическими равно суженными к обоим концам — *P. daralaghezi*, удлиненно-яйцевидными — *P. zangezura* (см. рисунок, *6*).

Природное разнообразие дикорастущих груш этой группы видов по вкусовым качествам плодов широко используется населением, отбирающим наиболее ценные формы для культуры. Такой «облагороженной» формой, затем вторично одичавшей, является, по-видимому, *P. voronovii* (см. рисунок, *9*), характеризующаяся ромбовидными голыми городчатыми листьями (описана с полей селения Таштун Мегринского р-на Армении).

P. raddeana и близкие к ней виды, составляющие одноименный агрегат, также являются одичавшими культиварами. Все они описаны по гербарным образцам, собранным в селах или их окрестностях. Происхождение их, вероятно, гибридогенное. Хорошо выраженную у них пильчатость листьев они могли унаследовать от видов, близких к *P. syriaca*, а опушение, более всего выраженное у *P. complexa* (см. рисунок, *7*), восходит к секции *Argyromalon*.

P. elata (см. рисунок, *8*) с широкоэллиптическими, снизу опушенными остропильчатыми листьями также является гибридом, в происхождении которого, вероятно, участвовали остисто-пильчатые восточноазиатские виды.

Секция *Argyromalon* объединяет комплекс ксероморфных видов средиземноморского происхождения. Они обитают по сухим склонам гор, в кустарниковых зарослях и редколесьях от нижнего до среднегорного пояса. Наиболее широко распространена *P. salicifolia* (см. рисунок, *10*), встречающаяся почти по всему Кавказу, кроме западных районов Предкавказья и Черноморского побережья. Виды, входящие в агрегат *P. salicifolia*, отличаются степенью опушения листьев — от почти голых (*P. fedorovii*, *P. oxyprion*) до опушенных с двух сторон (*P. salicifolia*, *P. medvedevii*), по форме листьев — от ланцетных (*P. salicifolia*, *P. fedorovii*, *P. hajastana*) до продолговато-обратнояйцевидных (*P. medvedevii*) (см. рисунок, *11*), по форме края листа — от цельнокрайных (*P. salicifolia*, *P. medvedevii*, *P. fedorovii*) до расставленно-пильчатых (*P. hajastana*) (см. рисунок, *12*) и остропильчатых (*P. oxyprion*), по длине плодоножек — от коротких, меньше плода (*P. salicifolia*), до длинных, превосходящих плод (*P. medvedevii*, *P. hajastana*, *P. oxyprion*).

Агрегаты *P. georgica* и *P. takhtadzhianii* объединяют группу видов, замещающих в Закавказье южноевропейские опушеннолистные груши типа *P. elaeagnifolia* Pall. Отдельные экземпляры груш этого родства из восточного Закавказья весьма напоминают европейско-переднеазиатские *P. amygdaliformis* Vill., *P. elaeagnifolia* и *P. nivalis* Jacq., но по-видимому, они не представляют здесь остаточный ареал этих видов, а являются единичными конвергентными формами, возникшими в результате гибридизации местных видов и сортов. По предположению некоторых авторов (Schneider, 1906), снежная груша *P. nivalis* является культурным дериватом *P. elaeagnifolia*. Такое предположение подтверждается тем, что в Закавказье в культуре в садах и в одичавшем виде встречается весьма близкая к *P. nivalis* груша этого родства *P. takhtadzhianii* (см. рисунок, *14*), отличающаяся от нее главным образом оголяющимися листьями. Крупные грушевидные плоды, характерные для этого вида, наблюдаются также и у близкого к ней морфотипа с сильно удлиненными, суженными книзу листьями, который мы принимаем в качестве самостоятельного микровида *P. gergerana*.

Агрегат *P. georgica* охватывает, с нашей точки зрения, гибридогенный цикл *P. salicifolia*×*P. caucasica*, наиболее распространенным морфотипом которого является *P. georgica* s. str. (см. рисунок, *13*), вид с промежуточными между родителями признаками, спорадически встречающийся по всему Закавказью и в Дагестане. Остальные виды этого агрегата в большей или меньшей степени приближаются к одному из родителей.

Относящаяся к этой секции *P. taochia* Woronow, очень близкая к переднеазиатской *P. kotschyana* Boiss., была описана Вороновым (1925) из турецкой Армении (бас. р. Чорох), на территории советской Армении до сих пор не найдена.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PYRUS* ФЛОРЫ КАВКАЗА

1. Длина пластинки листа в 3—4 раза превосходит ее ширину. Листья сидячие или с очень коротким черешком. Плоды мелкие, несъедобные. Невысокие деревья или кустарники (*P. salicifolia* Pall. aggr.) . . . . 2.

+ Длина пластинки большей части листьев не более чем в 2—3 раза превосходит ее ширину. Листья с выраженным черешком . . . . 7.

2. Листья с наибольшей шириной посредине. Плоды обычно одиночные на короткой ножке, не превосходящей плод . . . . 3.

+ Большая часть листьев с наибольшей шириной выше середины . . . . . 4.

3. Листья с обеих сторон густо опушенные. Плоды шаровидные или грушевидные, опушенные . . . . *P. salicifolia* Pall.

+ Листья голые или с рассеянным опушением. Плоды обычно яйцевидные, голые . . . . *P. fedorovii* Kuth.

4. Листья цельнокрайные, густо опушенные с двух сторон . . . . 5.

+ Листья остропильчатые или неравно расставленно-пильчатые . . . . . . 6.

5. Пластинка листа 5—9 см дл., коротко прижато опушенная, постепенно переходящая в короткий черешок. Плоды на длинных ножках, в пучках . . . . *P. medvedevii* Rubtz.

+ Пластинка листа 3—6 см дл., серебристо-серая от густого войлочного опушения, у большей части листьев довольно резко переходящая в короткий черешок. Плоды одиночные на коротких ножках . . . . *P. theodorovii* Mulk.

6. Листья голые или с негустым паутинистым опушением, по краю остропильчатые . . . . *P. oxyprion* Woronow

+ Листья снизу густо опушенные, по краю неравномерно расставленно-пильчатые до почти цельнокрайных . . . . *P. hajastana* Mulk.

7. Плоды с опадающими долями чашечки. Листья крупные, тонкие, яйцевидные или широкоэллиптические . . . . 8.

+ Плоды с сохраняющимися долями чашечки . . . . 9.

8. Листья обычно яйцевидные с сердцевидным основанием, по краю тонко остисто-пильчатые. Поверхность плодов с чечевичками, плодоножки по длине не превосходят плод . . . . *P. pyrifolia* (Burm. f.) Nakai

+ Листья большей частью эллиптические, с закругленным основанием, мелко городчато-пильчатые. Поверхность плодов гладкая, плодоножки превосходят плод . . . . *P. browiczii* Mulk.

9. Листья обычно цельнокрайные, иногда с единичными зубчиками или неясно городчатые . . . . 10.

+ Листья пильчатые или городчато-пильчатые . . . . 22.

10. Листья в поздней стадии голые или иногда с рассеянным опушением . . . 11.

+ Листья заметно опушенные, по крайней мере снизу . . . . 17.

11. Листья мелкие, светло-зеленые, кожистые, 3—4 см дл., черешки их короче пластинки (*P. sosnovskyi* Fed. aggr.) . . . . 12.

+ Листья 5—10 см дл., черешки их большей частью длиннее пластинки. . . 16.

12. Плоды на длинной тонкой ножке, превосходящей плод. Листья большей частью округлые . . . . *P. tamamschanae* Fed.

+ Плоды на короткой ножке, не превосходящей плод. Листья от яйцевидно-эллиптических до ромбических и ланцетных . . . . 13.

13. Листья часто с наибольшей шириной ниже середины . . . . 14.

+ Листья с наибольшей шириной посредине . . . . 15.

14. Листья яйцевидные или эллиптические, обычно с закругленным основанием, на верхушке тупые или с небольшим остроконечием, цельнокрайные . . . . *P. ketzkhovelii* Kuth.

+ Листья удлиненно-ланцетные, длинно заостренные, с клиновидным основанием, цельнокрайные или с единичными зубчиками . . . . *P. demetrii* Kuth.

15. Листья продолговатые или ланцетные . . . . *P. vsevolodii* Heideman

+ Листья большей частью эллиптические, иногда с примесью ромбических и обратнояйцевидных . . . . *P. sosnovskyi* Fed.

16 (11). Листья на плотных черешках, почти округлые с внезапно заостренной верхушкой, кожистые, светло-зеленые, снизу более бледные, при сушке не темнеют. Почки крупные притупленные. Плоды слегка грушевидные или неправильной формы, нередко на очень длинной ножке . . . . *P. communis* L.

+ Листья на очень тонких черешках, большей частью широкоэллиптические или яйцевидные, темно-зеленые, при сушке чернеют. Почки мелкие остроконические. Плоды шаровидные или грушевидные, на ножке, не превосходящей плод . . . . *P. caucasica* Fed.

17 (10). Листья крупные до 8—10 см дл., с двух сторон опушенные или сверху оголяющиеся. Плоды крупные до 5 см дл., на толстой ножке, грушевидные (*P. takhtadzhianii* Fed. aggr.) . . . . 18.

+ Листья 2—6 см дл. Плоды мелкие 1—2 см дл., на опушенной утолщенной кверху ножке, или крупные шаровидные до 4 см в диам. (*P. georgica* Kuth. aggr.) . . . . 19.

18. Листья обратнояйцевидные с клиновидным основанием или эллиптические, до 5 см шир., вначале с обеих сторон войлочно опушенные, затем сверху оголяющиеся . . . . *P. takhtadzhianii* Fed.

+ Листья большей частью узкоэллиптические до 3 см шир., слегка асимметричные, снизу с остаточным клочковатым опушением . . . . *P. gergerana* Gladkova

19. Плоды 3—4 см в диам., шаровидные, с короткотреугольными прижатыми долями чашечки. Листья заостренно-эллиптические, с двух сторон серовато опушенные . . . . *P. chosrovica* Gladkova

+ Плоды 1—2 см в диам., грушевидные или шаровидные. Доли чашечки длиннотреугольные. Листья обратнояйцевидные или заостренно-эллиптические . . . . 20.

20. Листья с наибольшей шириной выше середины, сверху оголяющиеся, часто с остающимися дуговидными полосками волосков, при сушке темнеют . . . . *P. sachokiana* Kuth.

+ Листья с наибольшей шириной посредине . . . . 21.

21. Листья заостренно-эллиптические, сверху голые темно-зеленые, блестящие, снизу плотно серовойлочные. Почки крупные яйцевидные или удлиненно-яйцевидные . . . . *P. megrica* Gladkova

+ Листья часто с оттянутой верхушкой, с обеих сторон сероватые, снизу шерстисто-войлочные, сверху местами оголяющиеся. Почки мелкие остроконические . . . . *P. georgica* Kuth.

22 (9). Листья с двух сторон или только снизу заметно опушенные . . . . 23.

+ Листья голые или с рассеянным мало заметным опушением . . . . . . 26.

23. Листья широкояйцевидные или яйцевидно-эллиптические с сердцевидным или закругленным основанием. Плоды сплюснутые, с торчащей короной из долей чашечки . . . . *P. hyrcana* Fed.

+ Листья эллиптические или ромбические. Плоды не сплюснутые (*P. raddeana* Woronov aggr.) . . . . 24.

24. Листья с обеих сторон войлочно опушенные . . . . . *P. complexa* Rubtz.

+ Листья сверху голые или с малозаметным паутинистым опушением, снизу серо- или беловойлочные . . . . 25.

25. Край листа городчато-пильчатый . . . . *P. raddeana* Woronow

+ Край листа остропильчатый . . . . *P. acutiserrata* Gladkova

26. (22). Листья почти округлые или широкоэллиптические . . . . 27.

+ Листья ромбические, эллиптические или удлиненно-яйцевидные . . . 28.

27. Верхушка листа желобчато сложена по средней жилке, край городчато-пильчатый. Плоды большей частью в щитках, мелкие, около 2 см в диам. . . . . *P. grossheimii* Fed.

+ Верхушка листа не сложена по средней жилке, с коротким остроконечием, край пильчатый. Плоды большей частью одиночные, 3—4 см в диам. . . . . *P. communis* L.

28 (26). Листья большей частью ромбические, с резко проступающими, отходящими под острым углом боковыми жилками, край неясно пильчатый . . . . *P. voronovii* Rubtz.

+ Листья большей частью эллиптические с нерезко проступающими жилками, край явственно пильчатый или городчато-пильчатый . . . . 29.

29. Край листа тонко пильчатый, зубчики коротко остистые и тесно сближенные между собой. Доли чашечки у плода широкотреугольные, подчашечное углубление широкое . . . . *P. elata* Rubtz.

+ Край листа городчато-пильчатый, подчашечное углубление у плодов небольшого диаметра (*P. zangezura* Maleev aggr.) . . . . 30.

30. Листья крупные до 10—15 см дл., по краю реснитчатые, обычно с оттянуто-заостренной верхушкой, с рассеянным опушением снизу . . . . *P. daralaghezi* Mulk.

+ Листья 5—9 см дл., голые, верхушка листа туповатая или постепенно заостренная . . . . 31.

31. Листья 5—7 см дл., сверху блестящие, ярко-зеленые, снизу матовые, мелко городчато-пильчатые, с оттянутым кончиком. Плоды обычно одиночные . . . . *P. nutans* Rubtz.

+ Листья до 9 см дл., тусклые, без оттянутого кончика, городчато-пильчатые. Плоды обычно по 2 или в пучках . . . . 32.

32. Листья часто с наибольшей шириной ниже середины . . . . *P. zangezura* Maleev

+ Листья с наибольшей шириной посредине . . . . *P. pseudosyriaca* Gladkova

Заключение

Во флоре Кавказа насчитываются 32 вида рода *Pyrus*, из них 23 вида составляют 6 крупных видов-агрегатов. Учитывая специфику формообразовательного процесса у груши, можно предполагать, что могут быть найдены еще новые, отклоняющиеся от уже описанных, морфотипы груши — введение понятия видов-агрегатов поможет в их определении.

Из всего многообразия груш на Кавказе необходимо выделить 2 наиболее широко распространенных вида — *P. caucasica* и *P. salicifolia*, которые сформировались в составе флоры Кавказа и являются здесь изначально дикорастущими.

Оба вида полиморфны, особенно в Закавказье. Полиморфизм *P. salicifolia* нашел свое отражение в описании в ранге мелких видов 5 уклоняющихся морфотипов, которые мы объединили в агрегат *P. salicifolia*. Ранг мелких видов был сохранен за ними по аналогии с составом других агрегатов, хотя в данном случае (но не в других!) эти морфотипы можно было бы рассматривать и в качестве разновидностей *P. salicifolia*.

Внутривидовая систематика *P. caucasica* не разработана столь детально, хотя здесь также наблюдается большая вариабельность по листьям и плодам. Близкий к *P. caucasica* талышинский вид *P. hyrcana* является по отношению к нему замещающим.

Довольно широкий ареал (Закавказье, Дагестан) имеет также *P. georgica*. Этот вид, хотя и являющийся гибридогенным, обладает устойчивыми признаками, хорошо самовозобновляется и нередко является единственным видом груши на значительных пространствах в сухих редколесьях.

Дикорастущие грушевники по склонам гор образует также *P. pseudosyriaca*, ограниченный ареал которого свидетельствует о его сравнительной молодости.

Перечисленные 5 видов груш относятся, с нашей точки зрения, к естественной флоре Кавказа. Все остальные «виды» являются гибридами или антропофитами, они возникли в историческое время, имеют локальное распространение в настоящем и неопределенное будущее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронов Ю. Н. Материалы к познанию диких груш (*Pyrus* s. str.) Кавказского края // Тр. по прикл. ботан. и сел. 1925. Т. 14, № 2. С. 73—90. — *Гейдеман Т. С.* Новый вид груши из восточного Азербайджана // Изв. Азерб. фил. АН СССР. 1941. Вып. 2. С. 76—77. — *Гладкова В. Н.* Новый вид рода *Pyrus* L. (*Rosaceae*) из Закавказья // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 103—106. — *Гладкова В. Н.* Виды рода *Pyrus* L. (*Rosaceae*) флоры Талыша // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 96—102. — *Гладкова В. Н.* Заметки о видах рода *Pyrus* L. (*Rosaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 104—113. — *Гроссгейм А. А.* Новые виды цветковых растений из Закавказья // Изв. Азерб. фил. АН СССР. 1944. Вып. 10. С. 30—47. — *Гроссгейм А. А.* Род *Pyrus* L. — Груша // Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. С. 14—27. — *Кутателадзе Ш. И.* Заметки о некоторых дикорастущих грушах Грузии // Сообщ. Груз. фил. АН СССР. 1942. Т. 3, № 9. С. 915—921. — *Кутателадзе Ш. И.* Новые виды груши (sect. *Xeropyrenia* Fed.) // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1947а. Вып. 13. С. 19—30. — *Кутателадзе Ш. И.* Дикорастущие груши Грузии // Тр. Тбил. ин-та ботаники. 1947б. Т. 2. С. 205—240. — *Кутателадзе Ш. И.* *Pyrus* L. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1980. Т. 6. С. 34—48. — *Малеев В. П.* Род Груша — *Pyrus* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 336—357. — *Медведев Я. С.* Деревья и кустарники Кавказа. 3-е изд. Тифлис, 1919. С. 483. — *Мулкиджанян Я. И.* Новый вид груши *Pyrus theodorovii* Mulk. из Армянской ССР // Докл. АН АрмССР. 1965. Т. 40, № 4. С. 249. — *Мулкиджанян Я. И* Новые для науки виды груши из южного Закавказья // Докл. АН АрмССР. 1969. Т. 48, № 4. С. 234—236. — *Рубцов Г. А.* Новые виды груши // Ботан. материалы Герб. (Ленинград). 1941. Т. 9, № 2. С. 69—82. — *Туз А. С.* *Pyrus* L. — Груша // Культурная флора СССР. М.: Колос, 1983. Т. 14. С. 126—234. — *Федоров Ан. А.* Груша — *Pyrus* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954а. Т. 3. С. 378—414. — *Федоров Ан. А.* *Pyrus* L. s. str. — Груша // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954б. Т. 5. С. 37—52. — *Федоров Ан. А.* *Pyrus* L. — Груша // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1958. Т. 3. С. 235—248. — *Schneider C. K.* Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Jena: Fischer Verlag, 1906. Bd 1. 810 S. — *Terpo A.*, *Franco J. do Amaral*. *Pyrus* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 65—66.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 X 1989.

УДК 582.892 (597)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

И. В. Грушвицкий, Н. Т. Скворцова, Ха Тхи Зунг

РОД *PANAX* (*ARALIACEAE*) ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

I. V. GRUSHVITZKY, N. T. SKVORTSOVA, HA THI DUNG.

THE GENUS *PANAX* (*ARALIACEAE*) IN THE FLORA OF VIETNAM

В статье приведены характеристики трибы *Panaceae* и трех ее видов рода *Panax*, произрастающих на территории Вьетнама.

В «Конспекте сем. *Araliaceae* флоры Вьетнама» (Грушвицкий и др., 1985) было показано наличие в этой стране 110 видов, относящихся к 18 родам. Настоящая статья является дополнением названной таксономической сводки и посвящена результатам общего анализа обработки трибы *Panaceae* (Benth.) Viguier.

Триба *Panaceae* (Benth.) Viguier

Лепестки в почкосложении отчетливо черепитчатые. Число элементов в кругах цветка всегда 5. Завязь 1—2 (3)-гнездная. Листья пальчато-сложные. Исключительно многолетние травянистые растения.

Триба монотипная.

Gen. *Panax* L.

1753, Sp. Pl.: 1058; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5: 481, p. p.; id. 1763, Gen. Pl. ed. 2, 2: 1512; Seem. 1868, J. Bot. (London), 6: 52; Li, 1942, Sargentia, 2: 116; Пояркова, 1950, Фл. СССР, 16: 34; Грушв. 1961, Женьшень, 44; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Reipubl. Popular. Sin. 54 : 179. — *Aralia* L. sect. *Ginseng* Benth. et Hook. f. 1867, Gen. Pl. 1 : 936.

Многолетние травянистые растения от 10—15 (*P. trifolius*) до 110 см выс. с уникальной в семействе структурой обычно одногодичного надземного побега, простой стебель которого несет верхушечную розетку из 3 (*P. trifolius*) до 5 и более пальчато-сложных листьев. Листья с листочками цельными или перистораздельными, по краю пильчатыми или двоякопильчатыми, с жилкованием перистокраебежным, с более-менее рассеянным опушением из щетиновидных волосков. Соцветие (в норме) — простой терминальный зонтик на длинном цветоносе или в виде кисти зонтиков. Цветки мелкие, 4-круговые, 5-членные. Завязь 1—2(3)-гнездная. Плод нижняя ценокарпная костянка, красная или красная с черным пятном на верхушке. Подземные органы — корневище и утолщенный мясистый стержневой корень шаровидной, почти шаровидной или веретеновидной формы.

Тип рода: *P. quinquefolius* L.

8 или больше видов, во Вьетнаме 3.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. В соцветиях преобладают цветки с 2-гнездной завязью. Косточки плодов почти шаровидной формы . . . . 2.
+ Преобладают цветки с 1-гнездной завязью. Косточки плодов с боков уплощенные . . . . 1. *P. vietnamensis*.
2. Листочки цельные, с обеих сторон по главной и боковым жилкам покрытые щетинковидными волосками . . . . 2. *P. pseudoginseng*.
+ Листочки перистораздельные до перисторассеченных. Щетинковидные волоски только с верхней стороны . . . . 3. *P. bipinnatifidus*.

1. *P. vietnamensis* Ha et Grushv. 1985, Бот. журн. 70, 4 : 518, рис. 1, 2; Грушв., Скворц. и др. 1985, Нов. сист. высш. раст. 22: 181; Ha thi Dung, Grushv. 1985, Tap chi Sinh Hoc, 7, 3 : 45 (на вьет. яз.).

Многолетнее травянистое растение до 1.1 м выс. Стеблей (1)2(3—4); стебли голые, 40—80 см выс., полые, закругленно-трехгранные. Листовая розетка из (3)4(5—6) пальчато-сложных листьев с 5 (6—7) листочками и с черешками 8—14 см дл. Листочки обратнояйцевидные или эллиптические, 8—14 см дл., 3—5 см шир., большей частью внезапно заостренные с капельным острием 1.5—2.0 см дл.; основание короткоклиновидное, края равномерно мелкопильчатые; боковых жилок (8) 10 (11) пар; по главной и боковым жилкам сверху (меньше снизу) расставленные длинные, до 3 мм дл., шиповидные волоски. Цветонос до 25 см дл., обычно одиночный с терминальным зонтиком, реже с 1—4 дополнительными боковыми зонтиками. Цветоножки 1.5—2.0 см дл. Чашечка с треугольными зубцами, 1.0—1.5 мм дл. Венчик из 5 яйцевидных лепестков, 1.0—2.0 мм дл. Тычинок 5, с тычиночными нитями 2 мм дл. и овальными пыльниками 1 мм дл. Диск слегка вогнутый. Завязь большей частью (у 80 % цветков зонтика) 1-гнездная с 1 столбиком, реже 2-гнездная с 2 столбиками; 3-гнездная отсутствует. Плод ярко-красный, в верхней части в большинстве случаев с маленьким черным пятном (реже однородно красный), почковидный у преобладающих 1-косточковых, почти шаровидный у 2-косточковых. Косточки крупные до 8 мм дл. и 6 мм шир., с поверхности изрыто губчатые, почковидные, с боков сжатые. Подземные органы из длительно сосуществующих корневища и утолщенного запасающего корня; корневище толстое, до 3.5 см в диам., без запасающих придаточных корней, корень почти шаровидный, до 5 см в диам.

Цв. IV—VI; пл. VII—VIII (XII).

Тип: Viet Nam, Gialai-Kontum, pag. Long Hi, C_1, declive boreale-occidentale montis Ngoc Linh, 1850 m s. m., 2 V 1980, N s-67, Phan Van De, fr. (HN! изотипы — HMPM! LE!).

Высокогорные леса на высоте (1500) 1750—1920 м над ур. м., во влажных и тенистых местообитаниях. Наиболее распространенный из всех трех видов, встречается целыми зарослями.

Общ. распр. Вьетнам, эндемик.

Исследованные образцы: Quang Nam-Da Nang, Quang Nam, Tra Linh, 26 VII 1978, N 1, Dong Viet Thang, fl. et fr. (HNPM); там же, Qunag Nam, Tra Cang, 17 VIII 1979, N 44, Phan Van De (HN); Gialai-Kontum, pag. Long Hi, C_1, mont. Ngoc Linh, 1850 m s. m., сев.-зап. склон горы, 25 V 1980, NN s-66, s-68, Phan Van De (HN, HMPM, LE) — isotypi; там же, Dac To, C_1, 1870 m s. m., 12 IV 1979, NN 34, 35, Phan Van De, fl. (HCMPM); там же, Dac To, pag. Mang Xang, mont. Ngoc Linh, 27 VI 1980, NN 70, 71, Phan Van De, fl. et fr. (HCMUPM, HN); там же, Dac To, pag. Mang Xang, mont. Ngoc Linh, 13 V 1978, NN 1—10, Nguyen Ba Hoat, fl. (HNPM); там же, Dac To, mont. Ngoc Linh, 20 V 1979, NN 11, 12, Nguyen Ba Hoat, fr. (HNPM); там же, Dac To, C_1, 6 VIII 1981, Pham Thu, fl. et fr. (HN); там же, Dac To, C_1, 3 XI 1981, N 7, Do Van Thinh, fl. (HN); там же, mont. Ngoc Linh, 20 XI 1978, N 559, Ha Thi Dung, fl. (HN); там же, Dac Glay, mont. Ngoc Linh, 22 III 1978, N 519, Bien, fl. (HN); там же, Dac Glay, mont. Ngoc Linh, 21 III 1978, NN 377-a, 377-b, Phuong (HN); там же, Dac Glay, mont. Ngoc Linh, 21 III 1978, N 140, Nguyen Kim Dao, fl. (HN); там же, Dac Glay, mont. Ngoc Linh, 21 III 1978, NN 40, 41, Tran Ngoc Ninh, fl. (HN); там же, Dac Glay, Dac Choong, mont. Ngoc Linh, 19 III 1978, N 85, Tran Dinh Dai, fl. (HN); там же, Dac Glay, mont. Ngoc Linh, 21 III 1978, Ban, fl. (HN).

Введен в культуру в пров. Gialai-Kontum.

Родство. От близких видов *P. pseudoginseng* и *P. bipinnatifidus* отличается преобладанием в зонтиках цветков с 1-гнездной завязью и с 1 столбиком; отсутствием 3 и большего числа гнезд завязи; косточками плода, сплюснутыми с боков (а не почти шаровидными), по форме почковидными; листочками равномерно мелкопильчатыми, большей частью внезапно заостренными в узкое капельное острие, в основании короткоклиновидными; рядом признаков анатомии листа (Фан Ван Дэ и др., 1988). В культуре в отличие от *P. pseudoginseng* проявляет уникальные аномалии в строении соцветия в виде сложного зонтика (Фан Ван Дэ и др., 1987).

Ценное лекарственное растение, препараты из подземных органов которого оказывают действие, аналогичное действию препаратов из корня женьшеня. Препараты из корня, по данным исследований Научного центра по производству панакса вьетнамского Министерства здравоохранения СРВ (по аннотации к пастилкам панакса вьетнамского), применяются как средства тонизирующего, стимулирующего и адаптогенного действия, так же как отхаркивающие при заболеваниях горла, ангине, бронхиальной астме и т. д. По своему действию аналогичны препаратам из корня женьшеня; по содержанию сапонинов этот вид стоит на уровне экспортируемого из КНДР красного женьшеня (Segiet-Kujava, Lutomski, 1986), признаваемого как лучший вид лекарственного сырья (Грушвицкий, 1961).

2. *Panax pseudoginseng* Wall. 1829, Trans. Med. Phys. Soc. Calc. 4 : 117; id. 1831, Pl. As. Rar. 2 : 30, pl. 137; C. A. Mey. 1843, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Petersb.) 2, 1 : 340; Seem. 1868, J. Bot. (London), 6 : 54; Harms, 1894, in A. Engler, K. Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 3, 8 : 59; Li, 1942, Sargentia, 2 : 117; Грушв. 1961, Женьшень: 50, рис. 16; он же, 1965, Тр. Лен. хим.-фарм. ин-та, 19. Вопр. фармакогнозии, 3 : 185, рис. 1; Грушв., Скворц. 1968, Тр. Лен. хим.-фарм. ин-та, 26. Вопр. фармакогнозии, 5 : 268; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Reipubl. Popular. Sin. 54 : 181, tab. 22. — *P. shin-seng* Nees var. *nepalensis* Nees, 1833. Icon. Pl. Medic. 5 : tab. 16. — *Aralia pseudoginseng* Benth. ex C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 721. — *A. quinquefolia* Decne. et Planch. var. *pseudoginseng* (Wall.) Burkill, 1902, Kew Bull. 1 : 7. — *A. quinquefolia* var. *nothoginseng* Burkill, 1902, l. c.: 7. — *A. quinquefolia* var. *elegantior* Burkill, 1902, l. c. : 8.

Многолетнее травянистое растение около 0.5 м выс. и более. Стебель большей частью одиночный (по-видимому, встречаются двух-, многостебельные растения), голый, цилиндрический. Листовая розетка из (3) 5 (6) пальчатосложных листьев с 6—7 (8) листочками и черешками (5—6) 7 (15) см дл. Листочки от эллиптических до продолговатых и ланцетно-продолговатых, 5—15 см дл. и 1—5 см шир.; обычно постепенно длинно заостренные; основание от клиновидного (особенно у сидячих листочков) до округленного (у длинночерешочковых); край большей частью двоякопильчатый; боковых жилок 5—9, иногда до 18—20 пар; листочки, особенно сверху, меньше снизу, с обильными или рассеянными щетинистыми волосками. Цветонос 20—30 см дл., с одним терминальным зонтиком, но нередко с 1—5 дополнительными боковыми зонтиками. Цветоножки до 20 см дл. Чашечка со слабо выступающими зубчиками, 0.2—0.3 мм дл. Венчик из 5 лепестков, продолговатых, 2.0 мм дл., 0.8 мм шир. Тычинок 5, иногда 6 (в цветках с 3-гнездной завязью), нити 2 мм или длиннее, пыльники продолговатые, 1.3—1.5 мм дл., 0.6—0.8 мм шир. Диск широкий, плоский или вогнутый. Завязь 2- или 3-гнездная, соответственно с 2 или 3 столбиками. Плод шаровидный, 6—7 мм в диам., красный с широким черным пятном на верхушке, 2- и 3-косточковый, косточки почти шаровидные (*P. pseudoginseng* var. *pseudoginseng*) или с боков сжатые. Подземные органы обычно — короткое корневище с отходящими пучком утолщенными придаточными корнями.

Цв. VI, пл. VIII.

Тип: «Hab. Himalaya, Nepal, frequent, Khasia Mts., alt. 5000 ft., Hook. f. et Thoms.» (K).

Общ. распр. Индия, Непал, Китай (Цзянсу, Чжэцзян, Сычуань, Хубэй, Юньнань, Гуанси-Чжуанский авт. р-н).

Издавна культивируется во Вьетнаме в пров. Hoang Lien Son (Sa Pa), Ha Tuyen (Pho Bang, So Phin, Pho Cao); Cao Lang (Cao Bang, Thong Nong, Tac Te), в последние годы также в пров. Gialai-Kontum.

Примечание. Наличие во Вьетнаме дикорастущего *P. pseudoginseng* остается под вопросом. Поводом для включения его в флору Вьетнама послужила находка в 1935 г. французского ботаника A. Pételot в окрестностях Шапа (пров. Лаокай, совр. Хоангльеншон) на высоте 1500 м над ур. м. в разреженном лесу (open forest) вида *Panax*, идентифицированного коллектором как *P. pseudoginseng*. В научной литературе эта находка отражена в статье Merrill (1942), позднее авторами настоящей статьи (Грушвицкий, 1965; Грушвицкий, Скворцова, 1968; Грушвицкий и др., 1985). Однако знакомство с двумя образцами этого растения, хранящимися в гербарии Ханойского университета, вызвало сомнение в правильности их идентификации, в частности из-за наличия у этих растений длинного неветвящегося корневища без утолщенных придаточных корней.

Препараты (порошок и водные извлечения из корня культивируемых растений) принимаются как тонизирующее средство, а также при кровотечениях и как кровоостанавливающее (Турова и др., 1987). Листья используются в народной медицине для приготовления стимулирующего напитка и как ранозаживляющее средство (Грушвицкий, 1965).

3. *Panax bipinnatifidus* Seem. 1868, J. Bot. (London), 6 : 54; id. 1868, Revis. Heder. 100; Harms, 1894, in A. Engler, K. Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 3, 8 : 60; Smith, 1924, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 14 : 251; Hand.-Mazz. 1933, Symb. Sin. 7 : 706; Грушв. 1961, Женьшень: 50, рис. 15; Грушв. и Скворц. 1968, Тр. Лен. хим.-фарм. ин-та, 26. Вопр. фармакогнозии, 5 : 268; Нгуен Кван Хао и Нгуен Ван Тхань, 1968, Тр. Лен. хим.-фарм. ин-та, 26. Вопр. фармакогнозии, 5 : 271, рис. 1. — *P. pseudoginseng* Wall. var. *bipinnatifidus* (Seem.) Li, 1942, Sargentia, 2 : 118; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Reipubl. Popular. Sin. 54 : 187. — *Aralia bipinnatifida* C. B. Clarke, 1879, in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 2 : 722.

Многолетнее травянистое растение 30—50 (70) см выс. Стебель один тонкий, 4 мм в диам., голый, цилиндрический, бороздчатый. Листовая розетка из (3) 5—7 пальчатосложных листьев с 5—6 листочками и черешками 7 (10—11) см дл. Листочки перистораздельные до перисторассеченных, по форме продолговато-эллиптические (2.5) 11 (14) см дл. и 1.5—4.0 см шир.; удлиненно остроконечные, основание клиновидное, край долек пильчатый; боковых жилок 4—10 (16) пар; листовая пластинка тонкая, щетинковидные волоски только сверху рассеянно по главной и боковым жилкам, снизу голая. Цветонос 12 (15) см дл., с одиночным терминальным зонтиком; цветоножки 0.6—1.2 см дл. Чашечка слабо заметная или отсутствует. Завязь 2—3-гнездная, столбика 2 или 3. Плод шаровидный пурпурный с широким черным пятном на верхушке. Подземный орган — простое горизонтальное корневище с отчетливо выраженными узлами, междоузлиями и спящими почками.

Цв. — VII, пл. — ?

Тип: «Sanding, East Indies, Herb. Hook.» (K).

Экология. Сырая богатая гумусом почва на склонах около 30°.

Общ. распр. Индия (Гималаи), Непал, Китай (Сычуань, Хубэй, Юньнань).

Исследованные образцы: Вьетнам, пров. Хоангльеншон (Hoang Lien Son), Lao Cai, Sa Pa, близ Ta Phin, 1500—1600 m s. m., VII 1964, N 722, Nguyen Hoc Hai; там же, 3—4 км севернее Sa Pa, 1964, La Dinh Moi, Pham Van Nguyen.

Родство. Наиболее близок с *P. pseudoginseng*, от которого отличается перистораздельными до перисторассеченных, а не цельными листочками, голыми с нижней стороны.

В Китае корневище обычно используется в народной медицине как средство ранозаживляющего действия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грушвицкий И. В. Женьшень. Л.: Наука, 1961. 344 с. — *Грушвицкий И. В. Panax pseudoginseng* Wall. (ложный женьшень) — ценное лекарственное растение восточной медицины // Тр. ЛХФИ. 1965. Т. 19. Вопр. фармакогнозии. Вып. 3. С. 185—198. — *Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т.* Плющ и «женьшень» в Индокитае (о южных пределах распространения родов *Hedera* L. и *Panax* L.) // Тр. ЛХФИ. 1968. Т. 26. Вопр. фармакогнозии. Вып. 5. С. 264—270. — *Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т., Ха Тхи Зунг, Арнаутов Н. Н.* Конспект семейства *Araliaceae* Juss. флоры Вьетнама // Нов. сист. высш. раст. 1985. Т. 22. С. 153—191. — *Турова А. Д., Сапожникова Э. Н., Вьен Дыок Ли.* Лекарственные растения СССР и Вьетнама. М.: Медицина, 1987. 464 с. — *Фан Ван Дэ, Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т.* Аномальные соцветия у *Panax vietnamensis* (*Araliaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 8. С. 1079—1082. — *Фан Ван Дэ, Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т.* Анатомо-морфологическая характеристика листа *Panax vietnamensis* (*Araliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 5. С. 682—685. — *Merrill E. D.* Records of Indo-Chinese Plants. III // J. Arn. Arb. 1942. Vol. 23, N 2. P. 187—192. — *Segiet-Kujava E., Lutomski I.* Comparison of analytical Methods of Determinine Saponins in some *Araliaceae* species // Herba Polonica. 1986. Vol. 32, N 1. P. 39—46.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 I 1990.

УДК 582.738 (729.1)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 6

А. Баррето, Г. П. Яковлев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ *CHAMAECRISTA* (*LEGUMINOSAE — CAESALPINIOIDEAE*) С КУБЫ

A. BARRETO, G. P. YAKOVLEV. THE NEW *CHAMAECRISTA* TAXA (*LEGUMINOSAE, CAESALPINIOIDEAE*) FROM CUBA

Описано 6 новых для науки видов рода *Chamaecrista* (*Leguminosae*) с о-ва Кубы.

1. Chamaecrista takhtajanii Barreto et Yakovl. sp. nov.

Frutex ad 2 m altus ramis cylindricis, pilis albido-flavis appressis vestitis. Folia paripinnata, rachide (2) 2.3—3.2 (3.7) cm longa, pilosa, petiolo (2) 3—5 mm longo, nectariis convexis cupuliformibus breviter stipitatis basi omnium foliolorum sitis praedita; stipulae (5) 6—7 mm longae, lanceolatae, apice attenuatae, margine ciliatae, subtus nervis valde elevatis percursae; foliola 5—7 juga, ab obovatis ad subelliptica, apice rotundato-acutata vel sinuata, acumine brevi terminata, basi obliqua, (0.7) 0.8—1.6 (1.7) cm longa, 3—7 mm lata, glabra, subsessilia, nervo medio subtus elevato, supra subindistincto, nervis primariis tribus, in parte dilatata sitis, secundariis pinnatis, subtus elevatis, supra subindistinctis. Flores 1—2, vix supraaxillares, pedicellis pilis albidis appressis vestitis, (1) 1.3—2 cm longis; bracteolae 2 oppositae, lanceolatae, basi calycis sitae; sepala lanceolata vel ovata; petala aurantiaca. Stamina 9, filamentis brevibus, antheris glabris, secus suturas breviter pilosis, paris apicalibus dehiscentibus. Ovarium pilis albidis appressis tectum. Legumen subfalcatum, lateribus complanatum, breviter appresse pilosum, apice suboblique longe acuminatum, basi cuneiforme, 3.7—5.2 cm longum, 5—6 mm latum.

Typus: Cuba, prov. Guantanamo, Jauco Arriba, ad meridiem a Baracoa, N 11778, Leon (HAC).

Affinitas. Species complexui *Ch. lineatae* (Sw.) Greene affinis, a quo leguminibus subfalcatis, majoribus (3.7—5.2 cm, nec 2—4.2 cm lg.) necnon nectariis convexis breviter stipitatis, basi omnium foliolorum sitis differt.

Кустарник до 2 м выс., ветви цилиндрические, опушенные прижатыми беловато-желтыми волосками. Листья парноперистосложные, ось листа (2) 2.3—3.2 (3.7) см дл., опушенная; черешок (2) 3—5 мм дл., с выпуклыми чашевидными на короткой ножке нектарниками при основании всех пар листочков; прилистники (5) 6—7 мм дл., ланцетные, на верхушке оттянутые, реснитчатые по краю и с сильно выступающими снизу жилками. Листочки в числе 5—7 пар, от обратнояйцевидных до почти эллиптических, на верхушке округло-заостренные или выямчатые с небольшим остроконечием; при основании косые, (0.7) 0.8—1.6 (1.7) см дл., 3—7 мм шир., голые, почти сидячие; срединная жилка, выступающая снизу, малозаметная сверху; жилок первого порядка 3, в расширенной части листочка; жилки второго порядка перистые, выступающие снизу и малозаметные сверху. Цветки в числе 1—2, располагающиеся несколько выше пазух; цветоножки опушенные беловатыми прижатыми волосками (1) 1.3—2 см дл.; прицветничков 2, супротивных, располагающихся при основании чашечки; чашелистики ланцетные или яйцевидные; лепестки оранжевые; тычинок 9, на коротких нитях; пыльники голые с короткими волосками вдоль швов, вскрывающиеся верхушечными порами; завязь опушенная прижатыми беловатыми волосками. Боб слегка серповидный, с боков сплюснутый, опушенный короткими прижатыми волосками, на верхушке косовато-длинно-остроконечный, при основании клиновидный, 3.7—5.2 см дл., 5—6 мм шир.

Тип: Куба, пров. Гуантанамо, Хауко Арриба, южнее Баракоа, № 11778, Леон (HAC).

Родство. Вид родствен комплексу *Ch. lineata* (Sw.) Greene, от видов которого отличается бобами слегка серповидными и более крупными (3.7—5.2, а не 2—4.2 см дл.) и нектарниками выпуклыми, на короткой ножке, при основании всех пар листочков.

Распространение. Куба вост. (пров. Гуантанамо, Ольгин, восточные районы — N 27543, Del Risco y otros) (HAC) (см. рисунок, *1*).

Полуаридные леса и серпентинные саванны.

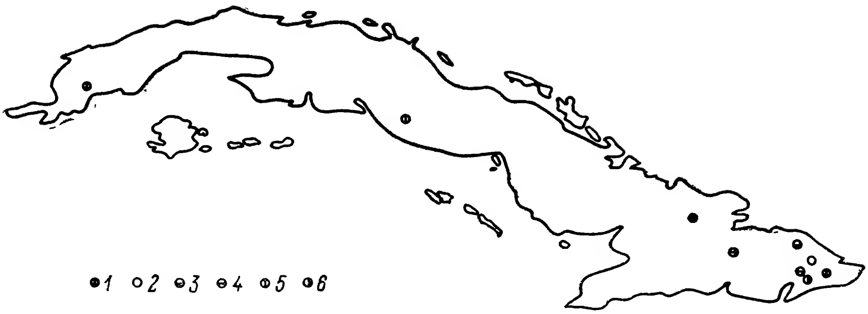
2. Ch. bissei Barreto et Yakovl. sp. nov.

Herba. Folia paripinnata, rachide 0.8—1.7 cm longa, glabra vel pilosiuscula striata, petiolo 2—4 mm longo, nectario cupuliformi breviter stipitato parte media praedito; stipulae 3—4 mm longae ovatae, breviter acuminatae, margine breviter ciliatae, nervatione manifesta; foliola 2—4 juga, elliptica, ad subobovata, apice rotundato-acutata, basi obliqua, (0.5) 0.6—0.8 (1.1) cm longa, (2) 3—4 (5) mm lata, glabra, sessilia, nervo medio excentrico, subtus elevato, supra vix conspicuo, nervis primariis 2, in parte inferiore dilatata sitis, secundariis pinnatis, crassis, subtus elevatis, supra vix conspicuis. Flores solitarii axillares, pedicellis pilosiusculis 5—8 mm longis, bibracteolatis; bracteolae suboppositae, ovatae, glabrae et breviter acuminatae, prope basin calycis sitae. Sepala lanceolata; petala suborbicularia, crasse prominenter nervosa. Legumen ignotum.

Typus: Cuba, prov. Guantanamo, Monte Cristi, № 8892, Bisse et Köhler, (HAJB).

Affinitas. Species *Ch. pygmaeae* (Sw.) Greene affinis, a qua foliolis glabris brevioribus ((0.5) 0.6—0.8 (1.1) nec 0.4—2.0 cm lg.) nervis primariis 2 (nec 3) percusis et pedicellis brevioribus (5—8 mm, nec 1.3—2.2 (3) cm lg.) differt.

Трава; листья парноперистосложные, ось листа 0.8—1.7 см дл., голая или слегка опушенная, полосатая; черешок 2—4 мм дл., с чашевидным нектарником на короткой ножке, сидящим в срединной части черешка; прилистники 3—4 мм дл., яйцевидные, коротко заостренные, коротко реснитчатые по краю и с хорошо заметным жилкованием. Листочки в числе 2—4 пар, эллиптические до слегка обратнояйцевидных, на верхушке округло-заостренные, при основании косые, (0.5) 0.6—0.8 (1.1) см дл., (2) 3—4 (5) мм шир., голые, сидячие; срединная жилка эксцентричная, выступающая снизу, слегка заметная сверху; жилок первого порядка 2, в расширенной нижней части листочка; жилки второго



Распространение некоторых таксонов рода *Chamaecrista* на Кубе.

1 — *Ch. takhtajanii*, 2 — *Ch. bissei*, 3 — *Ch. cupeyalensis*, 4 — *Ch. falcifoliolata*, 5 — *Ch. guanensis*, 6 — *Ch. marianensis*.

порядка перистые, толстые, выступающие снизу и слабо заметные сверху. Цветки одиночные, пазушные, цветоножки слегка опушенные, 5—8 мм дл., с 2 прицветничками, прицветнички почти супротивные, яйцевидные, голые и коротко заостренные, располагаются близ основания чашечки; чашелистики ланцетные; лепестки почти округлые, с толстыми выступающими жилками. Боб неизвестен.

Тип: Куба, пров. Гуантанамо, Монте-Кристи, № 8892, Бисси и Кехлер, (HAJB).

Родство. Вид близок *Ch. pygmaea* (Sw.) Greene, от которого отличается голыми и более короткими листочками ((0.5) 0.6—0.8 (1.1), а не 0.4—2.0 см дл.), с 2 жилками первого порядка (а не 3) и более короткими цветоножками (5—8 мм, а не 1.3—2.2 (3) см дл.).

Распространение. Эндемик, известен только по типовому материалу (см. рисунок, *2*). Обитает на плоскогорьях, на высоте около 700 м.

3. Ch. cupeyalensis Barreto et Yakovl. sp. nov.

Herba ramis cylindricis, pilis albidis appressis brevibus tectis. Folia paripinnata, rachide 1.2—2.7 cm longa, pilosiuscula striata, petiolo 3—5 mm longo, nectariis patelliformibus basi omnium foliolorum praedito; stipulae (3) 5—6 mm longae, lanceolatae, acuminatae, margine ciliatae, nervis valde prominentibus percursae; foliola 4—5 (6) juga, elliptica, apice longe acuminata, basi obliqua, lobo orbiculari petiolulum obtegente praedita, (0.4) 0.7—1.5 (1.6) cm longa, 2—6 mm lata, petiolulis ca 1 mm longis pilosis, nervo medio subtus elevato pilosiusculo, supra subelevato, nervis primariis 3 in parte inferiore dilatata sitis, subtus elevatis, secundariis pinnatis subtus elevatis, supra subindistinctis. Flores 1—2 vix supraaxillares, pedicellis pilosis, (1) 1.2—1.8 (2) cm longis, bracteolis 2 suboppositis, prope calycis basin sitis; sepala pilosa lanceolata; petala aurantiaca; ovarium pilis albidis appressis tectum, subincurvatum. Legumen ignotum.

Typus: Cuba, prov. Guantanamo, Barracoa, in reservato Cupeyal, N 26118, Ganchev (HAC).

Affinitas. Species ad complexum *C. lineatae* pertinens, a speciebus ceteris foliis ellipticis glabris, parte basali orbiculare petiolulum obtegentibus necnon nectariis patelliformibus basi omnium foliolorum sitis differt; nota posteriore *C. lineatum* var. *banesensem* Barreto et Yakovl. in mentem revocat, sed stipulis longioribus ((3) 5—6 mm, nec 2—3 mm longis) et pedicellis brevioribus ((1) 1.2—1.8 (2) cm nec (1.6) 1.8—2.2 (2.8) cm longis) distinguitur.

Трава, с цилиндрическими ветвями, опушенными короткими беловатыми прижатыми волосками; листья парноперистосложные, ось листа 1.2—2.7 см дл., несколько опушенная, полосатая; черешок 3—5 мм дл., с блюдцевидными нектарниками при основании всех пар листочков; прилистники (3) 5—6 мм дл., ланцетные, заостренные, реснитчатые по краю, с резко выступающими жилками. Листочки в числе 4—5 (6) пар, эллиптические, на верхушке длинноостроконечные, при основании косые, с округлой лопастью, прикрывающей черешочек, (0.4) 0.7—1.5 (1.6) см дл., 2—6 мм шир.; черешочки около 1 мм дл., опушенные; срединная жилка выступающая снизу и несколько опушенная, сверху выступающая слабо; жилок первого порядка 3 в расширенной нижней части листочка, выступающих снизу; вторичные жилки перистые, выступающие снизу, слегка заметные сверху. Цветков 1—2, располагающихся несколько выше пазух, цветоножки опушенные, (1) 1.2—1.8 (2) см дл., с 2 почти супротивными прицветничками, располагающимися близ основания чашечки; чашелистики опушенные, ланцетные; лепестки оранжевые; завязь опушена прижатыми беловатыми волосками, слегка изогнутая. Боб неизвестен.

Тип: Куба, пров. Гуантанамо, Баракоа, резерват Купейаль, № 26118, Ганчев (НАС).

Родство. Вид принадлежит комплексу *Ch. lineata*, от прочих видов комплекса отличается голыми, эллиптическими листочками и округлой частью при их основании, прикрывающей черешочек, а также блюдцевидными нектарниками при основании всех пар листочков. Этим признаком вид напоминает *Ch. lineata* var. *banesensis* Barreto et Yakovl., но у последнего таксона прилистники более короткие (2—3 мм дл.) и цветоножки более длинные до (1.6) 1.8—2.2 (2.8) см дл.

Распространение. Куба вост. (пров. Гуантанамо). Помимо типа из этой же провинции происходит образец: Alvarez et al. N 55849 (HAJB). Обитает в горных влажных лесах (см. рисунок, *3*).

4. Ch. falcifoliolata Barreto et Yakovl., sp. nov.

Herbae appresse pilosae. Folia paripinnata, rachide 3.3—5.6 cm longa pilosa; petiolus 3—6 mm longus medio nectario patelliformi praeditus; stipulae 4—7 mm longae, lineari-lanceolatae, margine breviter ciliatae, nervis valde prominentibus; foliola 4—6 (7) juga, oblonga ad subfalcata, apice longe acuminata, basi obliqua (1.5) 2.1—3.2 cm longa, 3—5 cm lata, supra grabra, subtus pilosiuscula sessilia, loco rachidi articulato fasciculo pilorum minuto praedita, nervo medio subtus elevato, piloso, supra subelevato, nervis primariis 3 in parte inferiore dilatata sitis, secundariis pinnatis crassis, utrinque elevatis. Flores 1—2 supraaxillares; pedicelli tenues pilosi, 1.7—2.2 cm longi, calycis basi bracteolis 2 oppositis praediti. Sepala lanceolato-acuminata, margine ciliata, secus partem mediam dorso pilosa. Legumen supfalciforme, lateribus compressum, pilosiusculum, apice longe et tenuiter acuminatum, basi cuneiforme, 4.2—5.5 cm longum, 5 mm latum.

Typus: Cuba, prov. Guantanamo, Cananava en la Esmeralda, N 6929, Clemente, Alaine et Chrysogone (HAC).

Affinitas. Species ad complexum *C. lineatae* pertinens a speciebus ceteris foliolis majoribus ((1.5) 2.1—3.2 cm nec 0.4—2 cm longis) angustioribus (3—5 mm, nec 0.7—1 cm latis) oblongis ad subfalcata et leguminibus longioribus (4.2—5.5 cm nec 2—4 cm longis) differt.

Травы, опушенные прижатыми волосками; листья парноперистосложные; ось листа 3.3—5.6 см дл., опушенная; черешок 3—6 мм дл., с блюдцевидным нектарником в его срединной части; прилистники 4—7 мм дл., линейно-ланцетные, короткореснитчатые по краю и с сильно выступающими жилками. Листочки в числе 4—6 (7) пар, продолговатые до слегка серповидных, длинно-остроконечные на верхушке, косые при основании, (1.5) 2.1—3.2 см дл., 3—5 см шир., сверху голые, снизу несколько опушенные, сидячие, с небольшими пучками волосков в местах сочленения с рахисом; срединная жилка выступающая снизу, опушенная, слегка выдающаяся сверху; первичных жилок 3, в расширенной нижней части листочка; жилки второго порядка перистые, толстые, выступающие сверху и снизу. Цветки в числе 1—2, расположенные выше пазух; цветоножки тонкие, опушенные, 1.7—2.2 см дл. с двумя супротивными прицветничками при основании чашечки; чашелистики ланцетно заостренные, реснитчатые по краю и опушенные вдоль их срединной части по спинке. Боб слегка серповидный, сплюснутый с боков, несколько опушенный, на верхушке длинно тонко заостренный, при основании клиновидный, 4.2—5.5 см дл., 5 мм шир.

Тип: Куба, пров. Гуантанамо, Кананава, Эсмеральда, № 6929, Клемент, Алайн и Хризогоне (HAC).

Родство. Вид принадлежит комплексу *Ch. lineata.* От видов этого комплекса отличается большими ((1.5) 2.1—3.2 см, а не 0.4—2.0 см дл.) и более узкими (0.3—0.5 см, а не 0.7—1.0 см шир.) продолговатыми до слегка серповидных листочками, более длинными бобами (4.2—5.5 см, а не 2—4 см дл.).

Распространение. Куба (пров. Гуантанамо). Помимо типа известны еще 2 образца из провинции Гуантанамо, № 3646, Bisse et Rojas (HAJB); Ольгин: Holguin, Loma La Mensura, en pinares, 11 XII 1989, Imchanitskaja, B. Toscano (HAC, LE) (см. рисунок, *4*).

Вид обитает по сухим серпентинам на невысоких горах.

5. Ch. guanensis Barreto et Yakovl. sp. nov.

Planta herbacea, saepe prostrata. Rami cylindrici, pilis difformibus: brevibus appressisque et longioribus squarrosis tecti. Folia rachide 3.8—7.2 mm longa, pilosa, acumine terminata; petiolus (2) 3—4 mm longus, nectariis cupuliformibus breviter stipitatis basi foliolorum inferiorum praediti, stipulae (4) 6—7.2 mm longae, lanceolato-acuminatae, nervatione valde prominente, basi cordatae, margine ciliis magnis squarrosis obsitae; foliola 2—3 juga, oblongo-elliptica ad subobovata, apice rotundata acumine terminata, basi obliqua (3.5) 4—7 (7.8) cm longa, (1.4) 2—3 mm lata, supra pilosiuscula, subtus sat copiose pilosa, margine ciliata, sessilia, nervo medio excentrico, subtus elevato, supra indistincto, nervis primariis 3, supra elevatis, secundariis pinnatis haud elevatis. Flores 1—2, axillares; pedicelli glabri, tenues (1.3) 1.9—2.7 (2.8) cm longi, bracteolis duabus oppositis vel supoppositis lanceolatis ad calycis basin praediti. Legumen lineare, a lateribus compressum, pilosiusculum, apice longe caudatum, basi cuneatum, 1.2—2 cm longum, (3) 4 mm latum.

Typus: Cuba, prov. Pinar del Rio, lacus Sta Barbara, Guanes, N 1047, Bisse, Rojas (HAJB).

Affinitas. Species ad seriem *Prostratae* (Benth.) Irwin et Barneby pertinens, *Ch. serpenti* (L.) Greene var. *serpenti* affinis, a qua nectariis brevibus (nec longis), foliolis 2—3 jugis (nec 4—8 jugis) latioribus ((1.4) 2—3 mm nec (0.5) 1—2 mm latis), pedicellis brevioribus ((1.3) 1.9—2.7 (2.8) cm nec (1.4) 2.3—3.4 cm longis), leguminibus brevioribus (1.2—2 nec 1—2.4 (3) cm longis) differt.

Травянистые, часто простертые растения; ветви цилиндрические, опушенные волосками двоякого рода — короткими и прижатыми и более длинными оттопыренными; ось листа 3.8—7.2 мм дл., опушенная, заканчивается остроконечием; черешок (2) 3—4 мм дл., с чашевидными на короткой ножке нектарниками при основании первой пары листочков; прилистники (4) 6—7.2 мм дл., ланцетно заостренные с резко выступающим жилкованием, при основании сердцевидные, крупно оттопыренно реснитчатые по краю. Листочки в числе 2—3 пар, продолговато-эллиптические до слегка обратнояйцевидных, на верхушке округлые с остроконечием, при основании косые, (3.5) 4—7 (7.8) см дл., (1.4) 2—3 мм шир., сверху слегка, снизу довольно обильно опушенные, по краю реснитчатые, сидячие; срединная жилка эксцентричная, выступающая снизу, незаметная сверху; первичных жилок 3, выступающих сверху; вторичные жилки перистые, не выступающие. Цветки в числе 1—2, пазушные, цветоножки голые тонкие, (1.3) 1.9—2.7 (2.8) см дл., с двумя супротивными или почти супротивными, ланцетными прицветничками близ основания чашечки. Боб линейный, сплюснутый с боков, несколько опушенный, на верхушке длиннохвостатый, при основании клиновидный, 1.2—2 см дл., (3) 4 мм шир.

Тип: Куба, пров. Пинар-дель-Рио, оз. Санта Барбара, Гуанес, № 1047, Биссе и Рохас (HAJB).

Родство. Вид относится к ser. *Prostratae* (Benth.) Irwin et Barneby. Он близок *Ch. serpens* (L.) Greene var. *serpens*, от которого отличается короткими нектарниками (а не длинными), листочками в числе 2—3 пар (а не 4—8) и более широкими ((1.4) 2—3, а не (0.5) 1—2 см шир.), цветоножками более короткими ((1.3) 1.9—2.7 (2.8), а не (1.4) 2.3—3.4 см дл.); бобами более короткими (1.2—2 см, а не 1—2.4 (3) см дл.).

Распространение. Куба зап. (пров. Пинар-дель-Рио), центр. (пров. Сьенфуэгос) (см. рисунок, *5*). Песчаные саванны и разнолесье.

6. Ch. marianensis Barreto et Yakovl. sp. nov.

Herba ramis cylindricis, pilis brevibus crispis vestitis. Folia rachide 6—9 mm longa pilosiuscula in acumen breve abeunte; petiolus 2 mm longus, nectario patelliformi sessili vel subsessili basi foliolorum inferiorum praeditus; stipulae 2—3 mm longae persistentes lanceolatae, ciliatae, nervis manifeste elevatis; foliola (1) 2 (3) juga linearia ad lineari-obovata, apice attenuato-acutata, basi obliqua, 0.7—1.1 cm longa, 2—3 mm lata, glabra, sessilia, nervo medio excentrico, supra subelevato, subtus elevato, nervis primariis 3 crassis, secundariis indistinctis. Flos 1 axillaris pedicello tenui piloso ca 1.2 cm longo; bracteolae alternae. Sepala dorso pilosa. Petala aurantiaca. Stamina antheris rima apicali dehiscentibus, secus suturam breviter pilosis. Legumen ignotum.

Typus: Cuba, prov. Guantanamo, Abra de Mariana, San Antonio del Sur, N 39103, Bisi, Dietrich et al. (HAJB).

Affinitas. Species ad complexum *Ch. lineatae* pertinensis sed a maxime affini *Ch. lineata* var. *lineata* foliolis linearibus et lineari-obovatis, apice attenuato-acuminatis 0.7—1.1 cm longis et 2—3 mm latis (nec (0.6) 0.8—1.8 (1.9) cm longis, (0.3) 0.4—0.7 (0.9) cm latis) paucioribus ((1) 2 (3) nec 2—7) necnon rachide longiore (6—9 mm nec 1—4 mm longa) differt.

Трава с цилиндрическими ветвями, опушенными короткими курчавыми волосками; ось листа 6—9 мм дл., несколько опушенная, заканчивается коротким остроконечием; черешок 2 мм дл., с блюдцевидным сидячим или почти сидячим нектарником при основании первой пары листочков; прилистники 2.5—3 мм дл., сохраняющиеся, ланцетные, реснитчатые и с резко выступающими жилками. Листочков (1) 2 (3) пары, линейных до линейно-обратнояйцевидных, на верхушке оттянутозаостренных, при основании косых, 0.7—1.1 см дл., 2—3 мм шир., голых, сидячих; срединная жилка эксцентричная, слегка выступающая сверху, выступающая снизу; жилок первого порядка 3, толстых; жилки второго порядка незаметны. Цветок 1, в пазухе листа, на тонкой опушенной цветоножке, приблизительно около 1.2 см дл.; прицветнички очередные; чашелистики опушенные по спинке; лепестки оранжевые; тычинки с пыльниками, вскрывающиеся верхушечной щелью, с короткими волосками вдоль шва. Боб неизвестен.

Тип: Куба, пров. Гуантанамо, Абра де Мариана, Сан Антонио дель Сур, № 39103, Бисси, Дитрих и др. (HAJB).

Родство. Этот вид принадлежит комплексу *Ch. lineata*, от наиболее близких форм *Ch. lineata* var. *lineata* он отличается линейными и линейно-обратнояйцевидными листочками, оттянуто заостренными на верхушке, и размерами листочков (0.7—1.1 см дл. и 2—3 мм шир., а не (0.6) 0.8—1.8 (1.9) см дл., (0.3) 0.4—0.7 (0.9) см шир.), числом листочков ((1) 2 (3), а не 2—7) и длиной оси листа (6—9, а не 1—4 мм).

Распространение. Известен по единственному образцу (см. рисунок, *6*). Обитает по каменистым склонам гор.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 I 1990.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.998.2

© 1990

К. Г. Таманян

ТРИ НОВЫХ ДЛЯ СОВЕТСКОГО СОЮЗА ВИДА РОДА *COUSINIA* (*ASTERACEAE*)

K. G. TAMANJAN. THE THREE NEW FOR THE SOVIET UNION SPECIES OF THE GENUS *COUSINIA* (*ASTERACEAE*)

Детальный морфолого-географический анализ представителей секции *Cynaroideae* рода *Cousinia* позволил выявить 3 новых для Советского Союза вида, считавшихся ранее эндемиками Ирана. Приводятся описания этих видов.

На основании подробного морфолого-географического анализа секции *Cynaroideae*, проведенного в связи с обработкой рода *Cousinia* Cass. для многотомного издания «Флора Армении», изучения литературы (Тахтаджян, 1938; Сосновский, 1961; Чернева, 1962, 1988, 1989; Rechinger, 1972, 1979; Huber-Morath, 1975) и гербарного материала (ERE, TBI, TGM, ERCB и LE) выявлены три новых для Советского Союза вида, приводившихся K. Rechinger (1972, 1979) как эндемичные для Ирана. Выявленные нами виды еще раз подтверждают необходимость изучения флор не в пределах административных границ, а в естественных географических или флористических регионах.

Располагая более полным фактическим материалом, мы смогли дополнить оригинальные описания Rechinger (1972) по недостающим признакам.

1. *Cousinia bornmuelleri* C. Winkl. (рис. 1)

Многолетник, монокарпик. Корень деревянистый, вертикальный. Стебли 30—40 см выс., крепкие, прерванно крылатые от низбегающих листьев, слабо ветвящиеся в верхней трети. Листья цельные, сверху тонко прижато паутинисто опушенные, снизу густо прижато опушенные. Нижние стеблевые листья 20—30 см дл. и 3—4 см шир., ланцетные, сидячие, коротко низбегающие; средние и верхние 5—6 см дл. и 2—3 см шир., сердцевидные, сидячие, коротко низбегающие, перистозубчатые, заостренные в жесткую колючку. Корзинки одиночные, почти шаровидные, 2—3 см шир. (без придатков), многоцветковые. Листочки обертки в числе около 60, паутинисто опушенные, наружные у основания 7—8 мм шир., в средней части перетянутые, переходящие в заостренный, дугообразно отогнутый, 20—30 мм дл., с колючками по краю придаток; средние сходны с наружными; внутренние прямые, линейные, 20 мм дл., 7 мм шир. у основания. Щетинки цветоложа гладкие. Венчик бледно-желтый, 28 мм дл., отгиб почти равен трубке. Надсвязник светло-желтый. Семянки яйцевидные, 4 мм дл., 2 мм шир., черные с желтоватым струйчатым восковым налетом, мелкобугорчатой поверхностью и слегка выступающими, наравномерно расположенными продольными ребрышками (в спермодерме отчетливо видны 2 проводящих пучка, ребра слагаются из увеличенных клеток перидермы) (рис. 2, *а*).

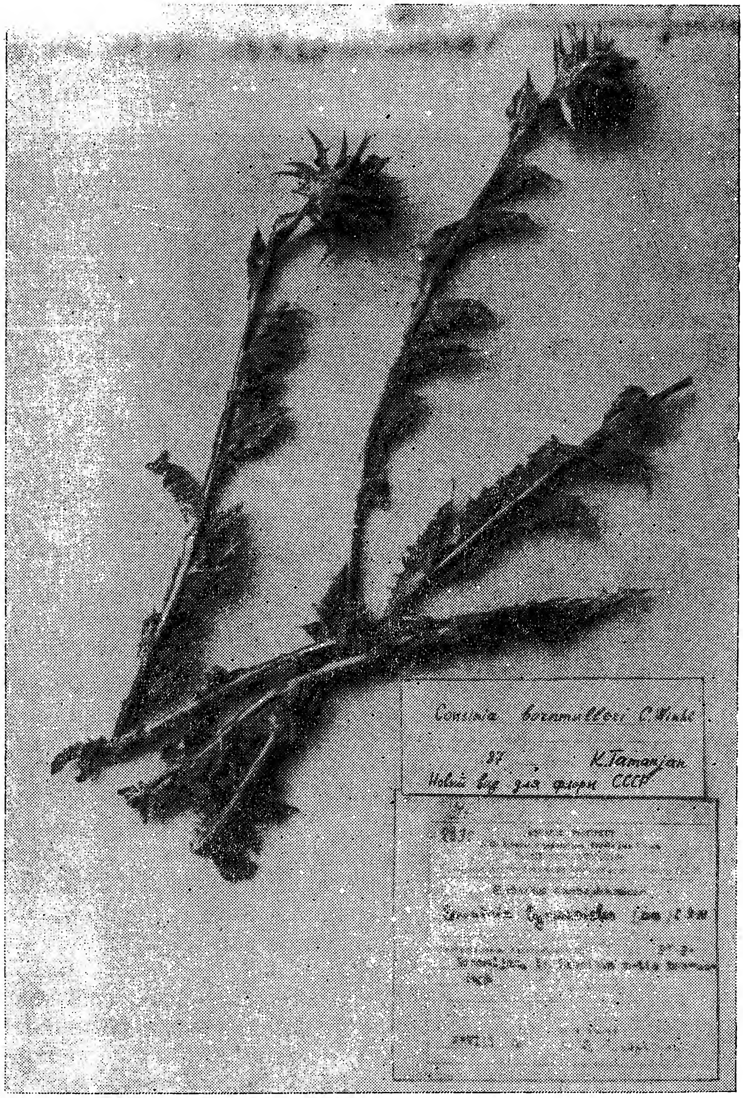


Рис. 1. *Cousinia bornmuelleri*.

Согласно Rechinger (1972, 1979), вид распространен в западных, центральных и южных районах Ирана. Наш экземпляр (ERE 2830): Transcaucasia, Azerbajdzhan, distr. Zuvand, pr. p. Kosmaljan, in faucibus m-tis Novruzdagh, 3 VIII 1937, R. Rza-zade (рис. 5, *а*).

2. *Cousinia gigantolepis* Rech. f. (рис. 3)

Многолетник, монокарпик. Корень мощный, деревянистый, вертикальный. Стебли 50—60 см выс., сильно ветвящиеся от основания, в верхней половине трехвильчатые, крепкие, бледно-зеленые, ребристые, рыхло паутинисто-клочковатые, густо облиственные, прерывисто крылатые. Розеточные листья короткочерешковые, почти сидячие, удлиненно-ланцетные, до 10 см дл. и 3—4 см шир. Стеблевые листья травянистые, с обеих сторон сизо-зеленые, снизу

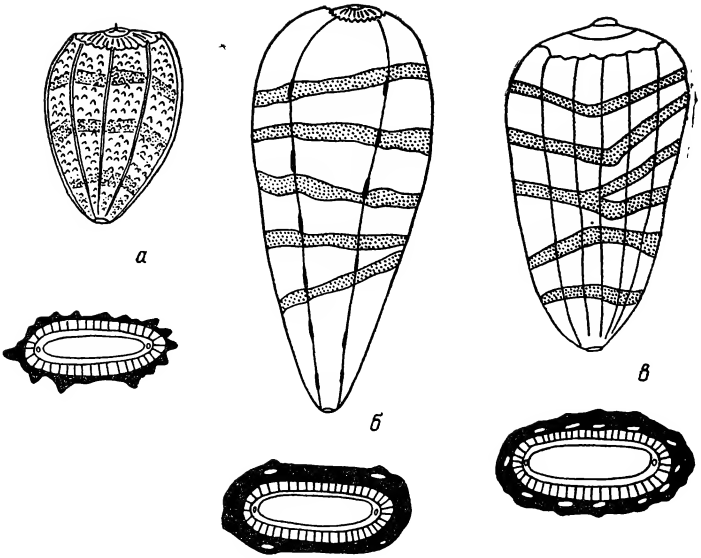


Рис. 2. Общий вид и поперечное сечение семянок.

а — *C. bornmuelleri*, *б* — *C. gigantolepis*, *в* — *C. qaradaghensis*.

густо паутинисто войлочно опушенные, крупно выемчато-зубчатые, низбегающие. Верхние стеблевые листья уменьшающиеся, у основания коротко низбегающие, доходящие до основания корзинки. Корзинка одиночная, 7—10 см шир., сплюснуто-шаровидная, многоцветковая. Листочки обертки в числе около 60—80; наружные — 3—5 см дл. и 2—2.5 см шир., цельные, яйцевидные, без перетяжки в верхней части, широко оттянутые, с твердой средней жилкой, переходящей в колючку около 5 мм дл.; средние — с перетяжкой и крупным широким листовидным придатком, внутренние — 5—6 мм шир., почти линейные, сужающиеся в верхней части в темно-коричневое тонкое острие. Щетинки цветоложа гладкие. Венчик бледно-желтый, около 28 мм дл. Надсвязник желтый. Семянки узкоконусовидные, 6—8 мм дл., 3 мм шир., светлые, желтовато-коричневатые, поверхность семянок почти гладкая с выступающими узкими равномерно расположенными продольными ребрами, с отдаленно пунктирной пигментацией и струйчатым поперечным широкополосчатым рисунком (рис. 2, *б*). 2n=24.

Rechinger (1972, 1979) приводит этот вид как эндемик иранского Азербайджана. В Армении он встречается в основном в Кафанском р-не — в окр. г. Каджаран (подножие горы Капутджух), в окр. сел Шишкерт, Гехи (по дороге на Газансар), на высоте от 1600 до 2000 м над ур. м. (ERE) (рис. 5, *б*).

3. *Cousinia qaradaghensis* Rech. f. (рис. 4)

Многолетник, монокарпик. Корень мощный, деревянистый, вертикальный. Стебли толстые, ребристые, по всей длине густо облиственные, рыхло ветвящиеся чуть выше основания, ветви прямые или чаще дуговидно изогнутые. Все растение рыхло беловато паутинисто-клочковато опушенное. Листья кожистые, выемчато-колючезубчатые; прикорневые короткочерешковые, почти сидячие; нижние стеблевые крупно выемчато-зубчатые, 16—20 см дл., 2—3 см шир., широколанцетные с треугольными колючими зубцами, коротко низбегающие; средние — продолговато-треугольные, уменьшающиеся, коротко

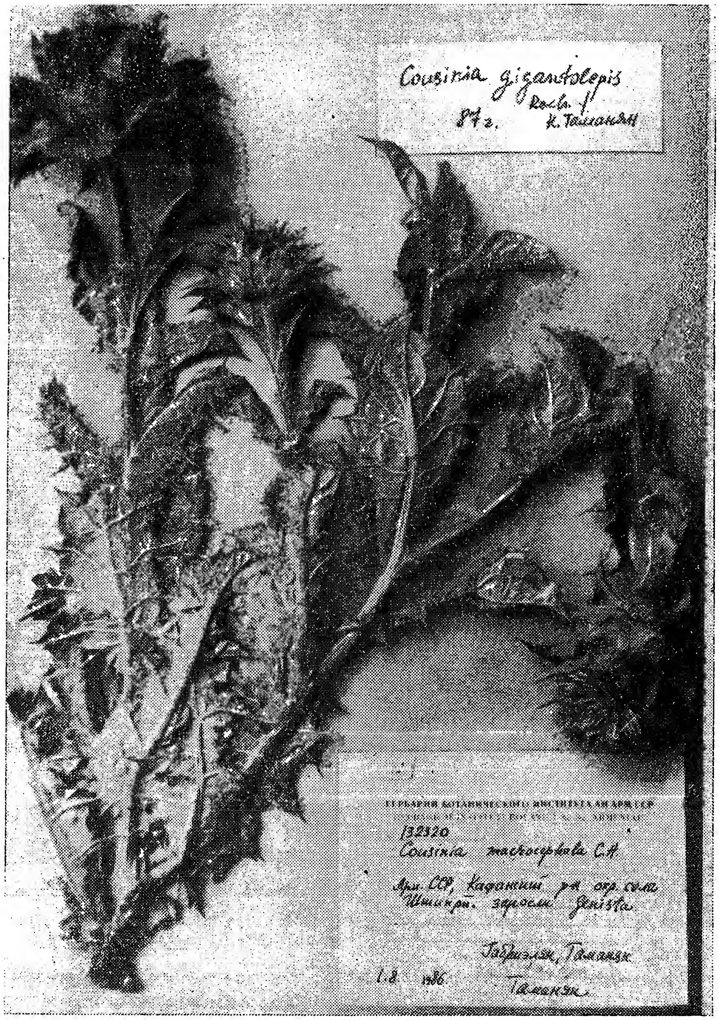

Cousinia gigantolepis Kož. !
87 г. К. Таманян
132320
Cousinia macrocephala C.A.
Арм ССР, Кафанский р-н окр. села
Габриэлян, Таманян
1.8. 1986
Таманян

Рис. 3. *Cousinia gigantolepis.*

клиновидно низбегающие; верхние — широколанцетные, вверх торчащие, жесткие, цельные, не доходят до основания корзинок. Корзинки многоцветковые, 6—7 см в диам. (с придатками), одиночные. Листочки обертки в числе 80—90, жесткие, кожистые; наружные — 4—5 см дл., 1—1.5 см шир., цельные, сложенные вдоль средней жилки, слегка волнистые по краю, густо войлочно опушенные, без перетяжки; средние — с перетяжкой и узким, сложенным вдоль средней жилки, густо войлочно опушенным придатком; внутренние — почти линейные, голые, клиновидно сужающиеся в темно-коричневое острие. Венчик бледно-пурпурный, 25 мм дл., трубка чуть длиннее отгиба. Надсвязник мясо-красный. Семянки черные или темно-коричневые, конусовидные, 5 мм дл., 3 мм шир., почти гладкие с широкими неравномерными поперечными полосами и линейными многочисленными продольными ребрышками (рис. 2, *в*).

Если популяция этого вида в Мегринском р-не, в окр. с. Курис, является типичной, то популяция в том же районе, в окр. с. Личк, несколько варьирует по окраске венчика — наряду с ярко-пурпурно окрашенными венчиками встречаются и бледно-розовые, почти белые.

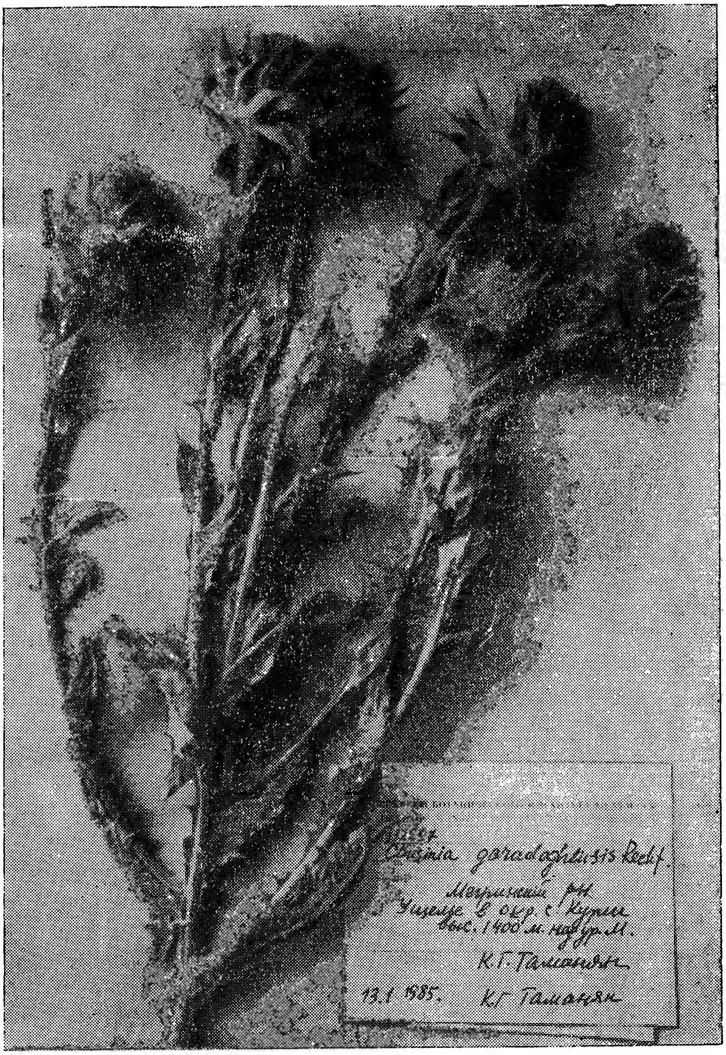


Рис. 4. *Cousinia qaradaghensis.*

Rechinger (1972) приводит свой вид для иранского Азербайджана — хр. Карадаг. Наши растения собраны из окр. сел Курис и Личк Мегринского р-на Армянской ССР (рис. 5, *в*).

Нахождение *C. gigantolepis* и *C. qaradaghensis* в Армении на отрогах Зангезурского хр. вполне естественно, так как географически хр. Карадаг является его продолжением и их флористическая общность не вызывает сомнений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сосновский Д. И. Род *Cousinia* Cass. // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1961. Т. 8. С. 362—373. — *Тахтаджян А. Л.* Род *Cousinia* и его армянские представители // Тр. АрмФАН СССР. Ереван, 1938. Вып. 2. С. 173—195. — *Чернева О. В.* Род *Cousinia* Cass. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 108—357. — *Чернева О. В.* Конспект системы рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 6. С. 870—876. — *Чер-*

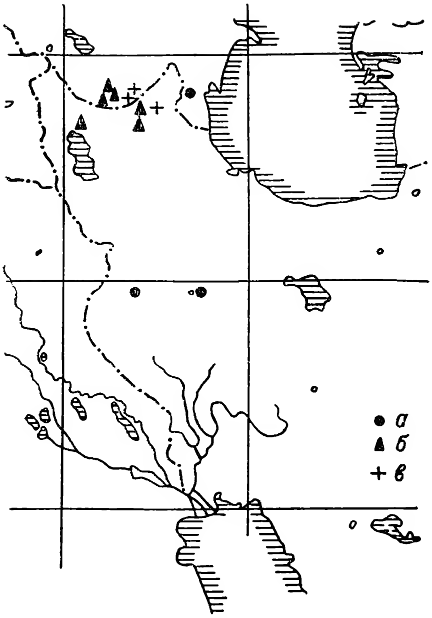


Рис. 5. Карта распространения.

а — *C. bornmuelleri*, *б* — *C. gigantolepis*, *в* — *C. qaradaghensis*.

нева О. В. Система рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) флоры СССР. 2 // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 164—172. — *Huber-Morath A.* *Cousinia* Cass. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinb. Univ. Press, 1975. Vol. 5. P. 329—353. — *Rechinger K. H.* *Cousinia* Cass. // Flora Iranica. Graz, Akad. Druck.- u. Verlaganstalt, 1972. N 90; 1979. N 139a.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Поступило 20 IV 1989.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (55)

© 1990

Flora des Iranischen Hochlandes und der Umrahmender Gebirge Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan. *Compositae* VII. Auctoribus K. H. Rechinger (Wien), M. Dittrich (Genève), B. Nordenstam (Stockholm) / Chef-redactor K. H. Rechinger. — Graz—Austria: Akademische Druck.-u. Verlagsanstalt, 1989. Lief. 164. 125 S., 83 T. (Флора Ирана / Гл. ред. К. Х. Рехингер. 1989. Вып. 164. 125 с., 83 табл.)

I. T. VASILCHENKO. (*A REVIEW*). THE FLORA OF IRAN. ISSUE N 164. 1989

Рассматриваемый выпуск «Flora Iranica» завершает серию выпусков (I—VI), посвященную сем. *Compositae*. В связи с этим данный выпуск начинается детальным обзором семейства, в котором приводится список всей основной литературы, касающейся морфологии, систематики и географии сем. *Compositae*. В этом списке мы находим и труды советских ботаников, в частности авторов «Флоры СССР».

Следующий раздел можно назвать «Диагностическая характеристика Сложноцветных». В нем приводится общая характеристика морфологических особенностей представителей семейства. Более детально этот вопрос освещен в очередном разделе вводной главы «Synopsis Subfamiliarum et Tribuum Compositarum». Здесь мы находим детальное описание соцветий, структуры цветка и половой дифференциации корзинок, особых признаков тычиночного аппарата и завязи. Большое внимание уделено особенностям плода Сложноцветных.

Всю эту вводную часть составил M. Dittrich, она дана на немецком и английском языках.

Затем следует уже специальная часть выпуска, которая начинается ключом для определения триб. Ключ опубликован на латинском языке (также с переводом на английский). Далее идет латинский текст — обзор по трибам. Первые трибы — *Vernonieae* (1 род *Vernonia*), *Eupatorieae* (1 род *Eupatorium*) и *Heliantheae* (4 рода) — обработал K. H. Rechinger. Следующая триба — *Senecioneae* (Nordenstam и Rechinger). В эту трибу вошло 8 родов, дан ключ для их определения. Роды *Petasites*, *Tussilago*, *Doronicum*, *Ligularia*, *Dolichorrhiza* обработал Rechinger; *Iranecio* — Nordenstam; *Senecio* — наиболее крупный род всей трибы (51 вид) — обработал Nordenstam; *Herria* (2 вида) — Rechinger. Все нижеуказанные роды также обработал Rechinger: триба *Calenduleae* с родами *Calendula* (4 вида) и *Dipterocome* (1 вид); триба *Arctotideae* (один род — *Gundelia*); триба *Mutisieae* с родами *Anisliaea* (2 вида), *Hochstetteria* (1 вид), *Bertya* (2 вида), *Uechtritzia* (1 вид). В конце выпуска 164 имеются 2 указателя: указатель родов (61) и видов с подвидами (101), помещенных в выпуске; указатель всех родов (190), опубликованных в выпусках I—VII, посвященных сем. *Compositae*.

Рассматриваемый выпуск является весьма интересным для советских ботаников по ряду причин. Во-первых, в этом выпуске Dittrich дал содержательный конспект морфологических особенностей сем. Сложноцветных, причем, как правило, в аспекте их биологического значения. Во-вторых, в данном выпуске имеется много родов и видов, общих как для территории «Иранской флоры», так и для Советского Союза. Так, например, вся триба *Heliantheae* представлена родами, представители которых встречаются и на территории СССР (*Bidens*, *Xanthium*, *Galinsoga*, *Siegesbeckia*, *Eclipta*). В-третьих, достаточно учтены работы советских композитологов — их публикации, посвященные как отдельным таксонам, так и всему сем. Сложноцветных в целом (Флора СССР). В-четвертых, в числе видов, включенных в выпуск, имеется значительное количество эндемиков (около 7 % от общего числа видов), описан 1 новый род (*Iranecio* Nord.) и 8 новых видов и комбинаций.

Выпуском 164 сделан новый крупный шаг к окончанию всей «Flora Iranica», и нам остается только пожелать главному организатору и редактору названной флоры скорейшего успешного окончания этого монументального труда.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 IX 1989.

CONTENTS

Page

Danilova M. F., Nemirovich-Danchenko E. N., Komar G. A., Lodkina M. M. Some trends of structural evolution of seeds in monocotyledons 755
Grudzinskaya I. A. On the evolution of flowers and inflorescences in the *Urticaceae* family 774
Gabarayeva N. I. On the site of sporopollenin precusors synthesis in the developing pollen grains of members of the *Magnoliaceae* family 783
Iljinskaja I. A. On the taxonomy and phylogeny of the *Juglandaceae* family 792
Shneyer V. S. Serotaxonomic study of the genus *Iris* s. l. (*Iridaceae*) 804
Cherneva O. V. Problems of evolution of the genus *Cousinia* (*Asteraceae*) 811
Baranova M. A. On the problem of the genus *Dugandiodendron* (*Magnoliaceae*) validity 816

COMMUNICATIONS 820

Trifonova V. I., Zubkova I. G. The comparative-anatomical study of petiole in representatives of the genus *Cornus* s. l. (*Cornaceae*) in relation to its taxonomy 820
Kudryaschova G. L. Caryosystematic notes on the Caucasian species of the genus *Allium* (*Alliaceae*) 829
Pozhidaev A. E. On the problem of the origin of three- and six-colpate pollen grains in the family *Lamiaceae* 832
Popova T. N., Zemskova E. A. The biosystematic study of the species of *Suffruticosa* group of the genus *Onosma* (*Boraginaceae*) 835
Geltman D. V. Some problems of phylogeny of the species of the subsection *Urtica* of the genus *Urtica* (*Urticaceae*) 840

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 846

Samylina V. A. *Grenana* — a new genus of seed ferns from the Jurassic deposits of the Middle Asia 846
Budantzev L. Yu. The finding of leaves of *Macclintockia kovatschensis* in the Eocene deposits of the Western Kamchatka 851
Egorova T. V. The system of the genus *Carex* (*Cyperaceae*) of the flora of the USSR 858
Leonova T. G. The synopsis of the *Asclepiadaceae* family from the Caucasus 869
Gladkova V. N. The synopsis of the species of the genus *Pyrus* (*Rosaceae*) for the flora of the Caucasus 874
Grushvitzky I. V., Skvortsova N. T., Ha Thi Dung. The genus *Panax* (*Araliaceae*) in the flora of Vietnam 884
Barreto A., Yakovlev G. P. The new *Chamaecrista* taxa (*Leguminosae*, *Caesalpinioideae*) from Cuba 888

FLORISTIC FINDINGS 894

Tamanjan K. G. The three new for the Soviet Union species of the genus *Cousinia* (*Asteraceae*) 894

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 900

Vasilchenko I. T. (*A review*). The flora of Iran. Issue N 164. 1989 900

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Данилова М. Ф., Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А., Лодкина М. М. Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных 755
Грудзинская И. А. К эволюции цветков и соцветий в семействе *Urticaceae* 774
Габараева Н. И. О месте синтеза предшественников спорополленина в развивающихся пыльцевых зернах представителей семейства *Magnoliaceae* 783
Ильинская И. А. К систематике и филогении семейства *Juglandaceae* 792
Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* s. l. (*Iridaceae*) 804
Чернева О. В. Вопросы эволюции рода *Cousinia* (*Asteraceae*) 811
Баранова М. А. К вопросу о самостоятельности рода *Dugandiodendron* (*Magnoliaceae*) validity 816

СООБЩЕНИЯ 820

Трифонова В. И., Зубкова И. Г. Сравнительно-анатомическое исследование черешка представителей рода *Cornus* s. l. (*Cornaceae*) в связи с его систематикой 820
Кудряшова Г. Л. Кариосистематические заметки о кавказских видах рода *Allium* (*Alliaceae*) 829
Пожидаев А. Е. К вопросу о происхождении трех- и шестибороздных пыльцевых зерен в семействе *Lamiaceae* 832
Попова Т. Н., Земскова Е. А. Биосистематическое изучение видов группы *Suffruticosa* рода *Onosma* (*Boraginaceae*). 835
Гельтман Д. В. Некоторые вопросы филогении видов подсекции *Urtica* рода *Urtica* (*Urticaceae*) 840

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 846

Самылина В. А. *Grenana* — новый род семенных папоротников из юрских отложений Средней Азии 846
Буданцев Л. Ю. Находка листьев *Macclintockia kovatschensis* в эоценовых отложениях Западной Камчатки 851
Егорова Т. В. Система рода *Carex* (*Cyperaceae*) флоры СССР 858
Леонова Т. Г. Обзор семейства Ластовневых (*Asclepiadaceae*) Кавказа 869
Гладкова В. Н. Обзор видов рода *Pyrus* (*Rosaceae*) флоры Кавказа 874
Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т., Ха Тхи Зунг. Род *Panax* (*Araliaceae*) во флоре Вьетнама 884
Баррето А., Яковлев Г. П. Новые таксоны *Chamaecrista* (*Leguminosae—Caesalpinioideae*) с Кубы 888

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 894

Таманян К. Г. Три новых для Советского Союза вида рода *Cousinia* (*Asteraceae*) . . . 894

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 900

Васильченко И. Т. (*Рецензия*). Флора Ирана. Вып. 164. 1989 900

ВНИМАНИЮ РУКОВОДИТЕЛЕЙ ПРЕДПРИЯТИЙ, ОРГАНИЗАЦИЙ И КООПЕРАТИВОВ

Ботанический журнал публикует платные рекламные объявления и информации по заказам государственных и общественных предприятий, организаций, кооперативов, частных лиц.

В случае необходимости редакция может заключить с Вами договор на периодическую публикацию Вашей рекламы или информации.

Для оформления заказа Вам необходимо направить гарантийное письмо за подписью руководителя и главного бухгалтера, где указать свои почтовые и банковские реквизиты, и текст самой информации по адресу: 199034, Ленинград, Менделеевская линия, д. 1. Редакция Ботанического журнала.

Справки по телефону: 350-73-36 или 218-36-12.

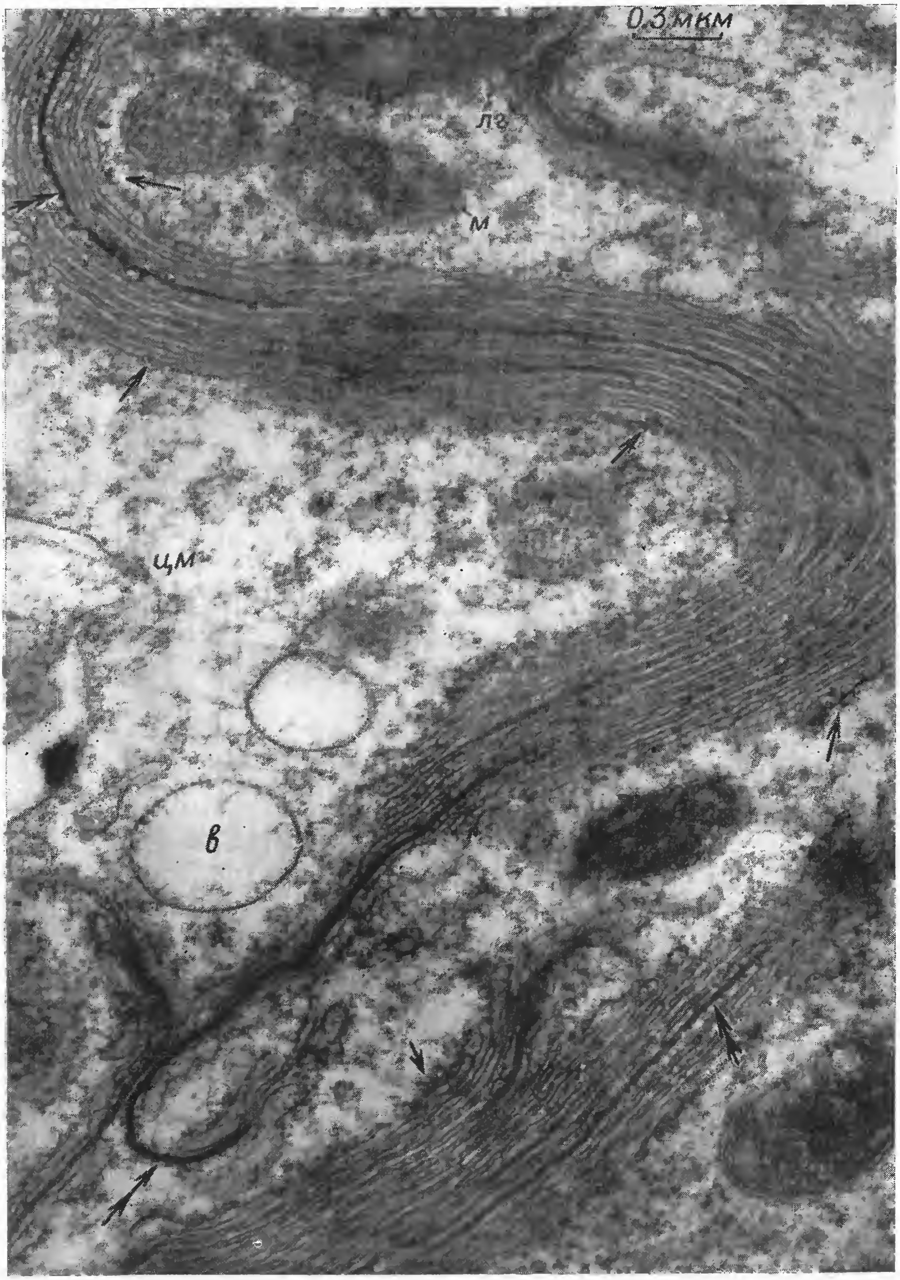


Таблица I. Многоцистерновый агрегат эндоплазматического ретикулума (ЭР), синусоидально изогнутый в цитоплазме молодой свободной микроспоры *Liriodendron chinensis*.

Рибосомы находятся только на поверхности наружных цистерн агрегата (*стрелки*). Некоторые цистерны агрегата заполнены темным веществом (*двойные стрелки*). Обозначения те же, что на рис. 1—3.

К с. 785

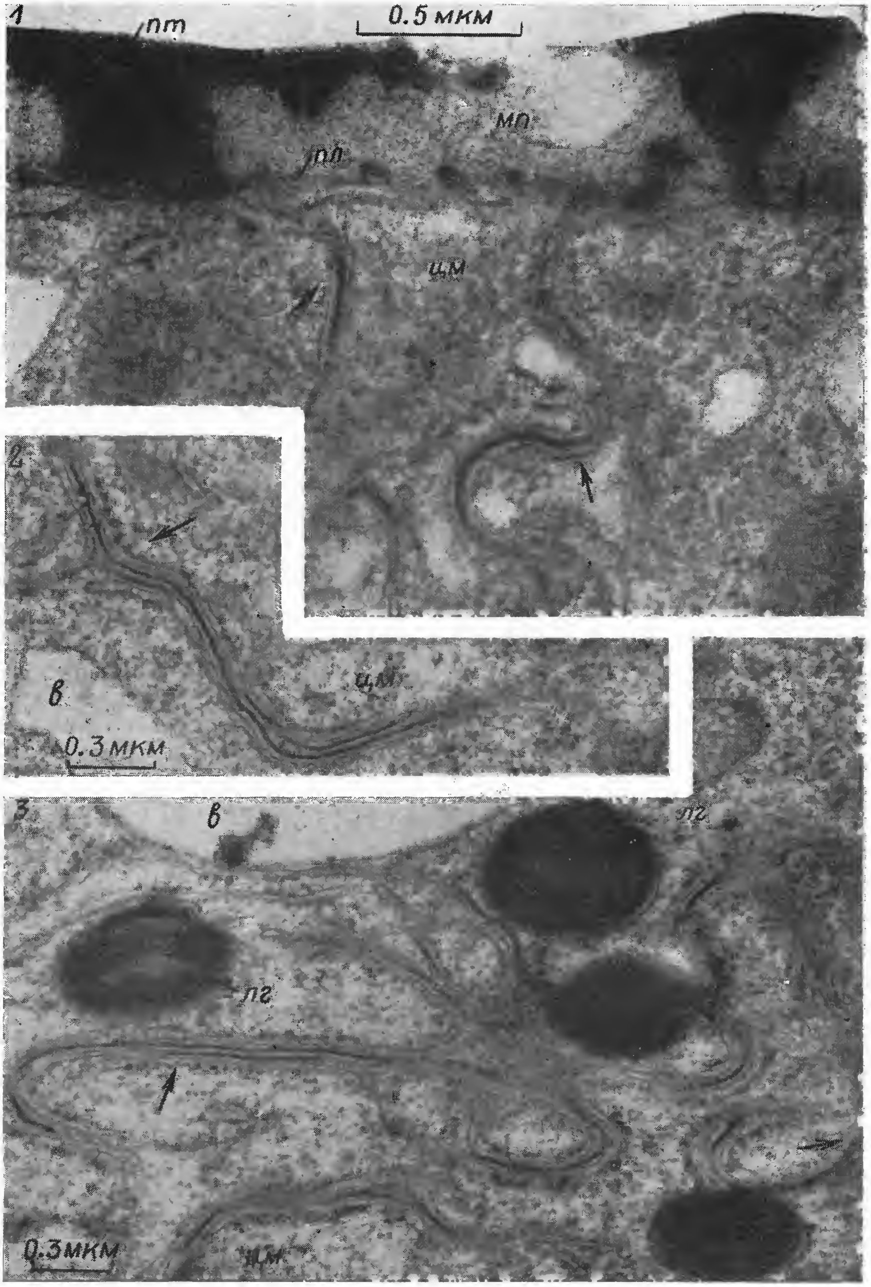


Таблица II. Агрегаты трубчатых цистерн ЭР в цитоплазме микроспор *Liriodendron chinensis*.

1 — трехцистерновые агрегаты ЭР, подходящие к плазмалемме на поздней тетрадной стадии (*стрелки*), *2* — чередование электронно-плотных и электронно-прозрачных цистерн ЭР в агрегате; *3* — ассоциация осмиофильных цистерн агрегатов с осмиофильными глобулами. *Стрелками* на рис. 2 и 3 указаны рибосомы, сидящие на поверхности наружных цистерн агрегатов. *пт* — протектум. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—3.

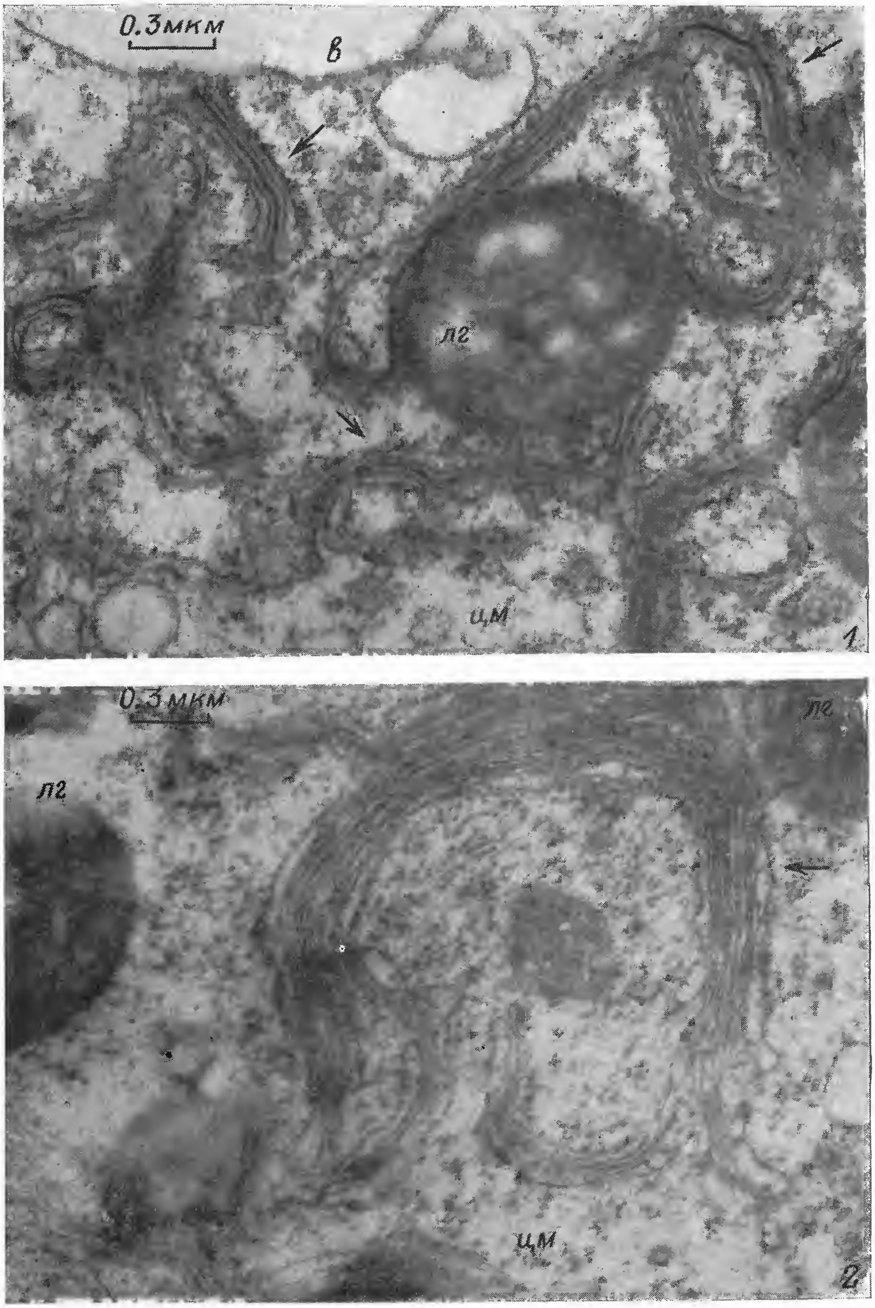


Таблица III. Результаты цитохимической обработки молодых свободных микроспор *Liriodendron chinensis* проназой (обработка срезов на сетках проназой в концентрации 0.5 % при 24 °C в течение 21 ч).

1 — контроль, *2* — опыт. *Стрелками* указаны агрегаты ЭР с центральными осмиофильными цистернами (контроль) и агрегаты с частично просветленными цистернами (опыт). Обозначения те же, что на рис. 1—3.

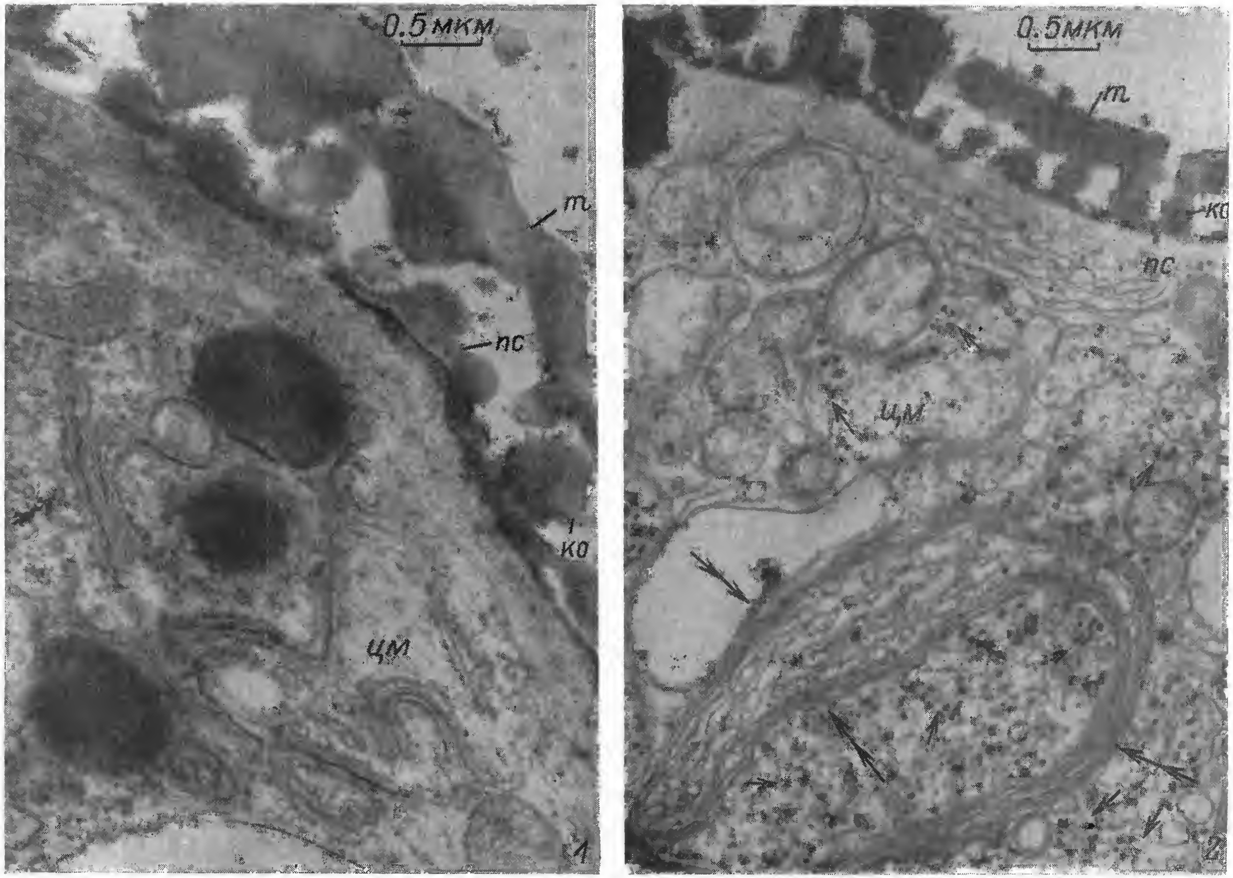


Таблица IV. Результаты цитохимической обработки молодых свободных микроспор *Liriodendron chinensis* проназой (обработка материала во время фиксации: после действия глутарового альдегида, но до постфиксации четырехокисью осмия проназой Е в конц. 1 % при 35.5 °С в течение 16 ч). *1* — контроль, *2* — опыт.

1 — центральные цистерны агрегатов сохранили свою осмиофильность, а наружные цистерны — рибосомы (*двойная стрелка*). *2* — центральные цистерны сильно раздуты, фрагментированы и совершенно электронно-прозрачны; наружные цистерны лишены рибосом (расширяющийся видоизмененный агрегат ЭР выделен *двойными стрелками*). Множество мелких осмиофильных капелек в цитоплазме указаны *маленькими стрелками*. *т* — тектум, *ко* — колумелла, *пс* — подстилающий слой. Остальные обозначения те же, что на таблице I.

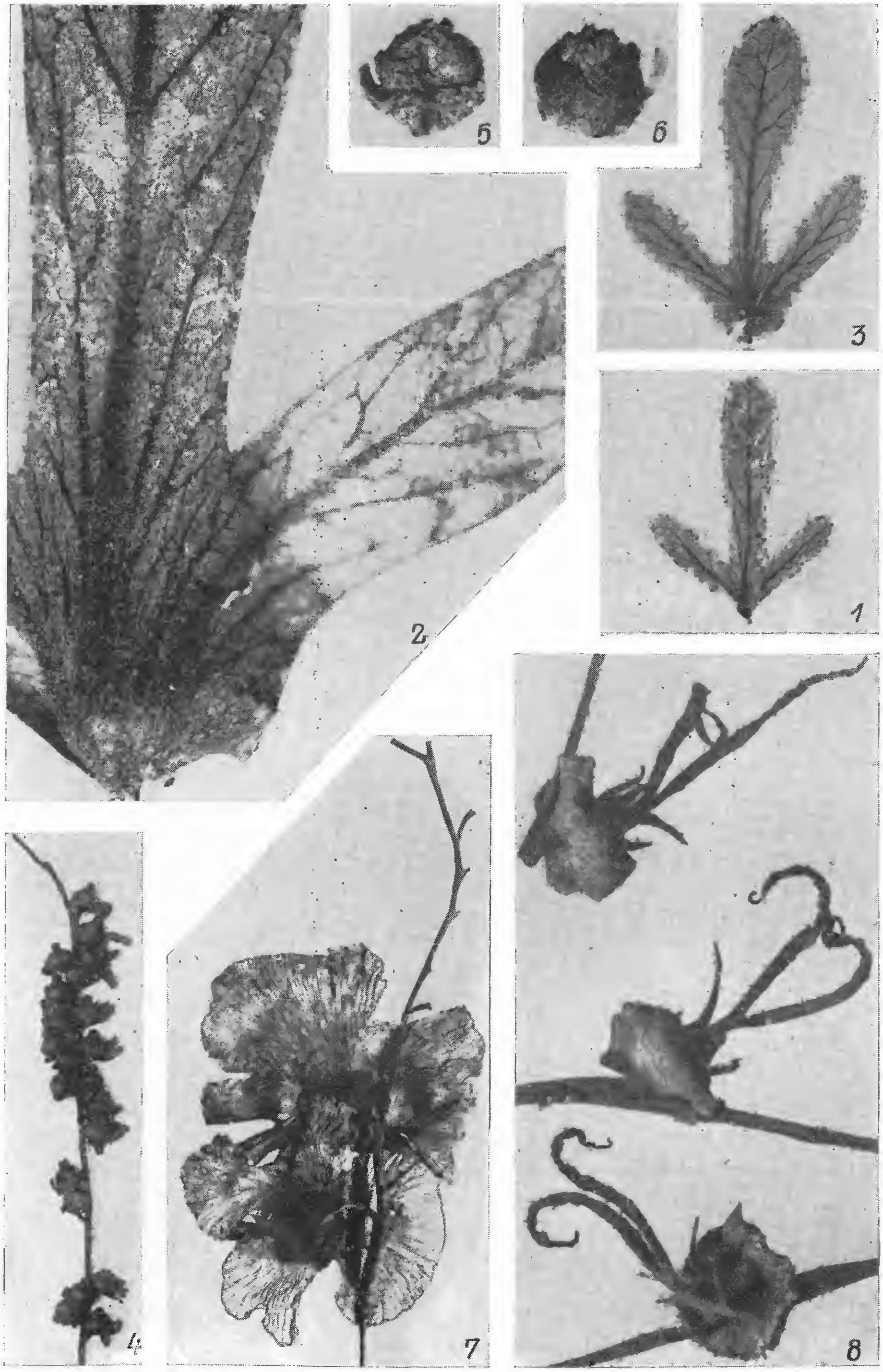


Таблица. Плоды *Alfaroa roxburghiana* (*1—3*), *A. roxburghiana* f. *brevialata* (*4—6*) и *Cyclocarya paliurus* (*7*, *8*).

1 — 3-лопастное крыло, ×1, Szechuan, Omei San, 1938, № 564 C. Y. Chiao et C. S. Fan.; *2* — то же, деталь, ×5; *3* — 3-лопастное крыло с каемкой на месте переднего — 4-го крыла, ×1; Hainan, 21 VII 1927, № 15739 Tsang Wai Tan; *4* — сережка со зрелыми орехами, ×1; *5* — отдельный орех, вид снизу, ×4; *6* — он же, вид сверху, ×4; *7* — сережка с плодами, сидящими на длинных ножках, ×1; Su-tchuen oriental, District de Tchen-keou-tin, R. P. Farges; *8* — молодые плоды, ×5, Адлер, Парк совхоза «Южные культуры», И. А. Ильинская, 1988.

К ст. М. А. Барановой, с. 818

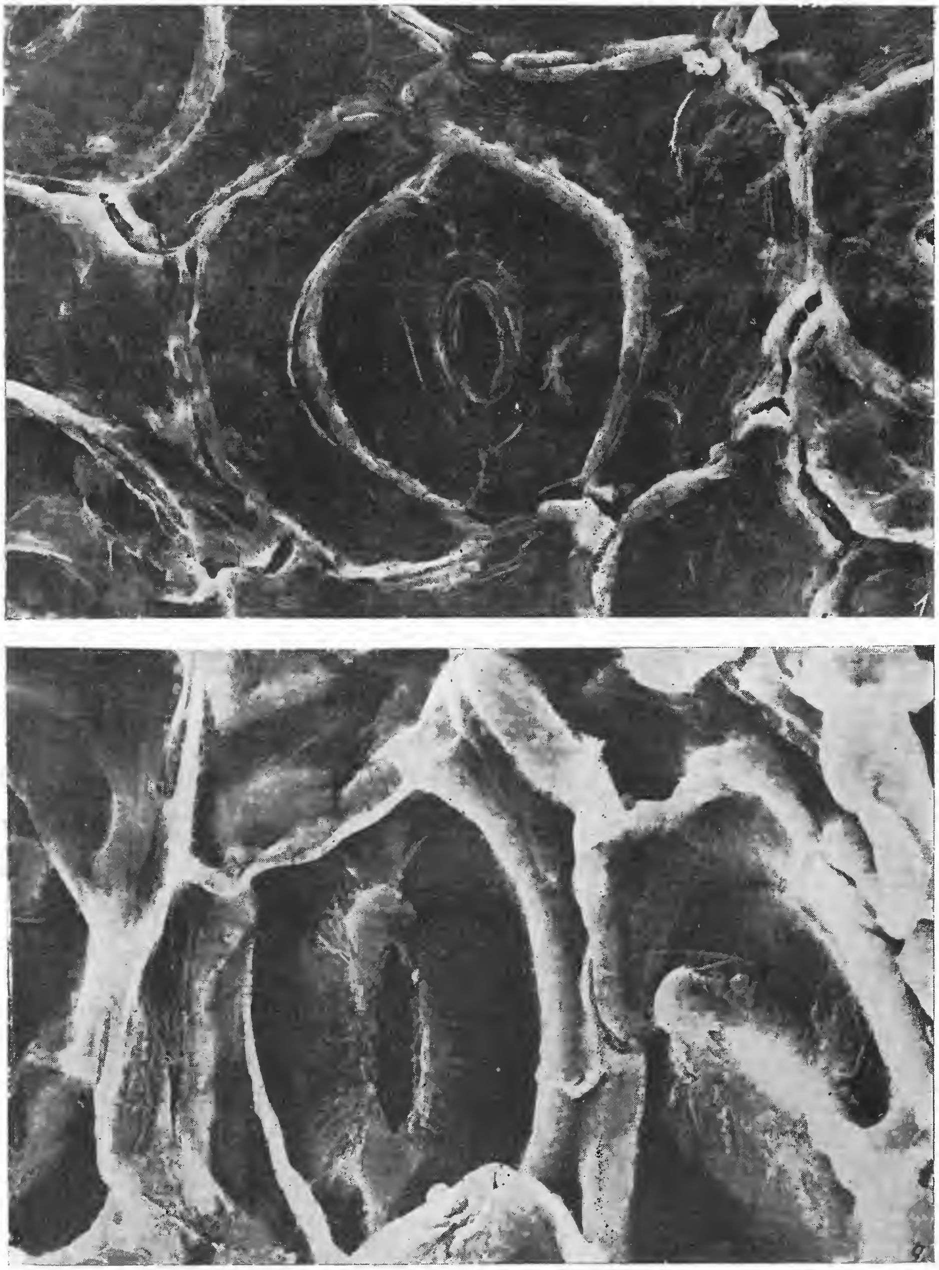


Таблица.

1 — парацитный стоматотип *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *striatifolia*, *2* — парацитный стоматотип *Magnolia* (*Dugandiodendron*) *chimantensis*.

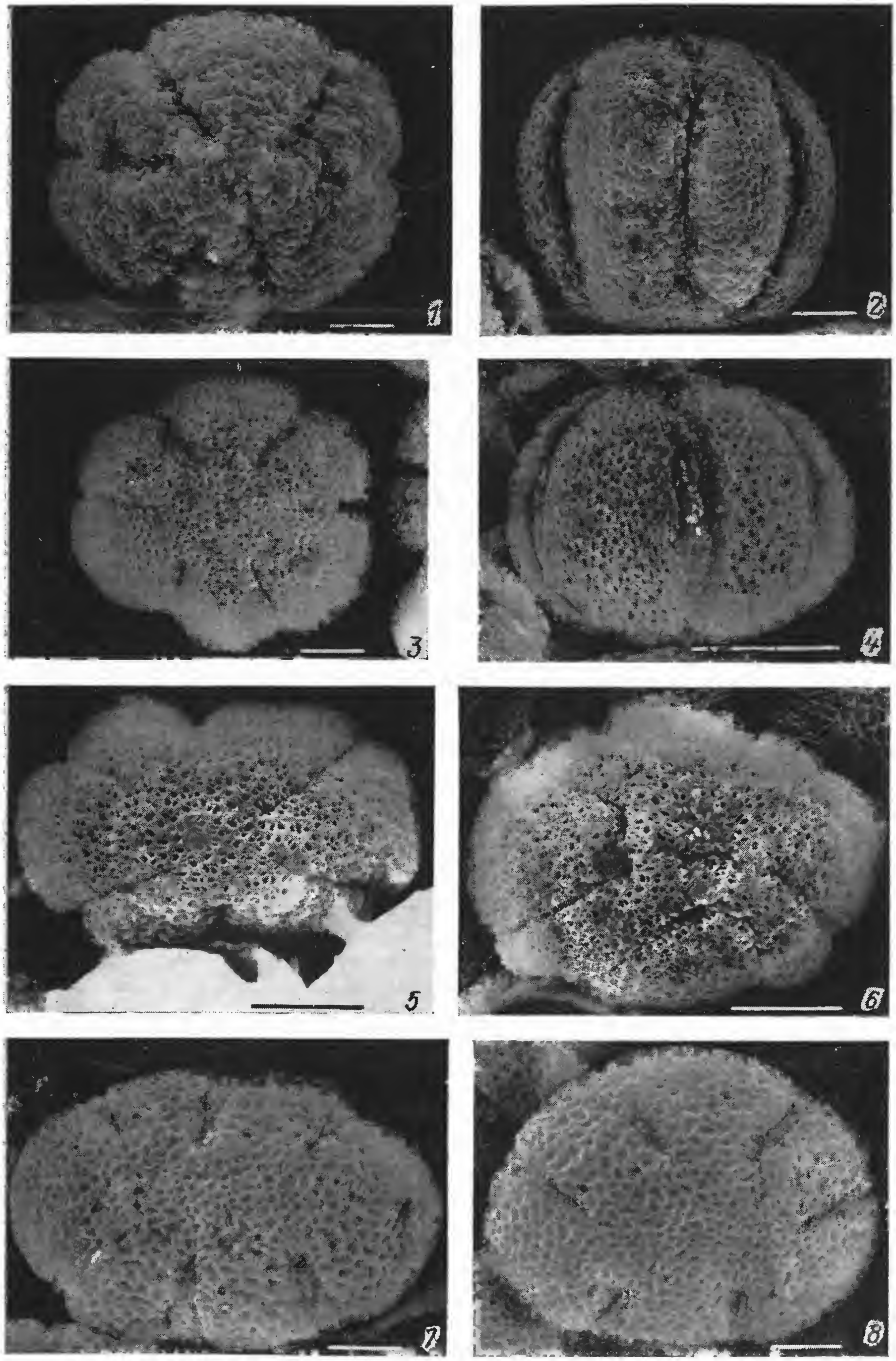


Таблица.

1, 2 — *Prostanthera coccinea* — Australia, № 7538, French (MW): 1 — вид пыльцевого зерна (ПЗ) с полюса, 2 — вид ПЗ с экватора. 3, 4 — *Zataria multiflora* — Persia, № 4274, Bornmüller (BM): 3 — вид ПЗ с полюса, 4 — вид ПЗ с экватора. 5, 6 — *Pseudolophanthus complanatus* — Тибет, № 411, Ладыгин (LE): 5 — вид с полюса обычного ПЗ, 6 — вид с полюса ПЗ, отклоняющегося по форме. 7, 8 — *Salvia splendens* — Ленинград, Пожидаев: 7 — вид с полюса обычного ПЗ, 8 — вид с полюса ПЗ, отклоняющегося по форме. Масштабная линейка на каждой фотографии соответствует 10 мкм.

К ст. Т. Н. Поповой, Е. А. Земсковой, с. 838

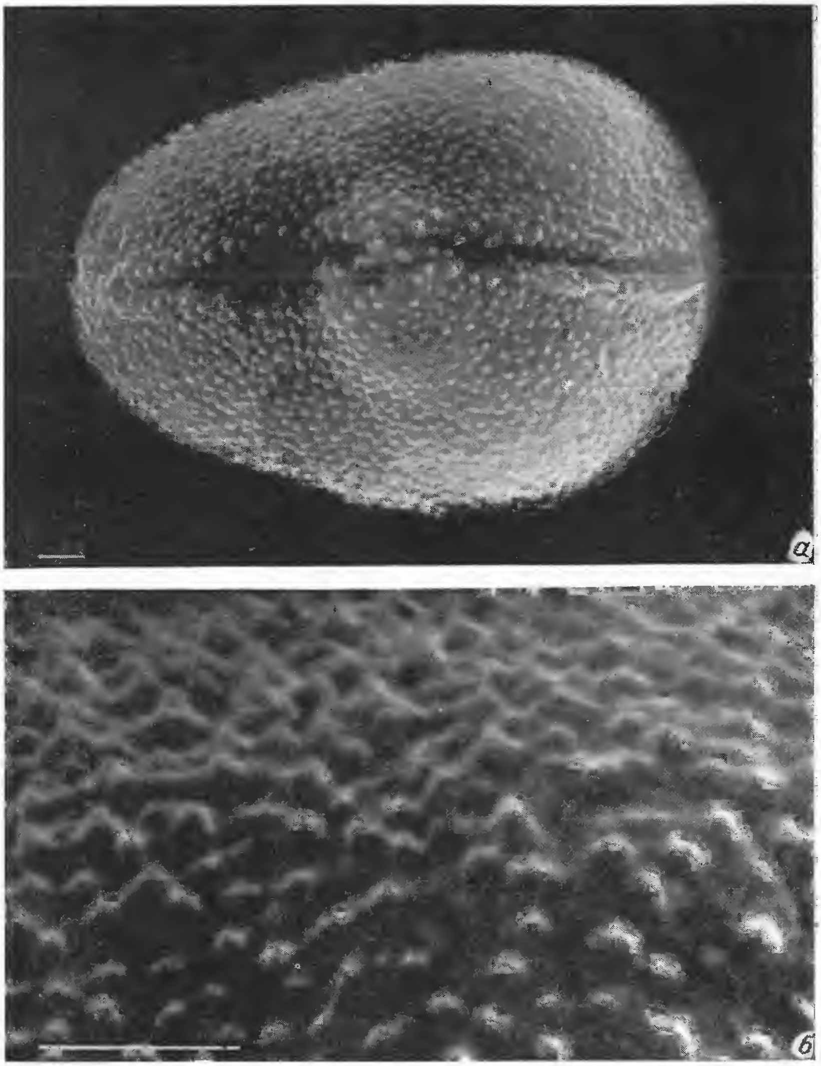
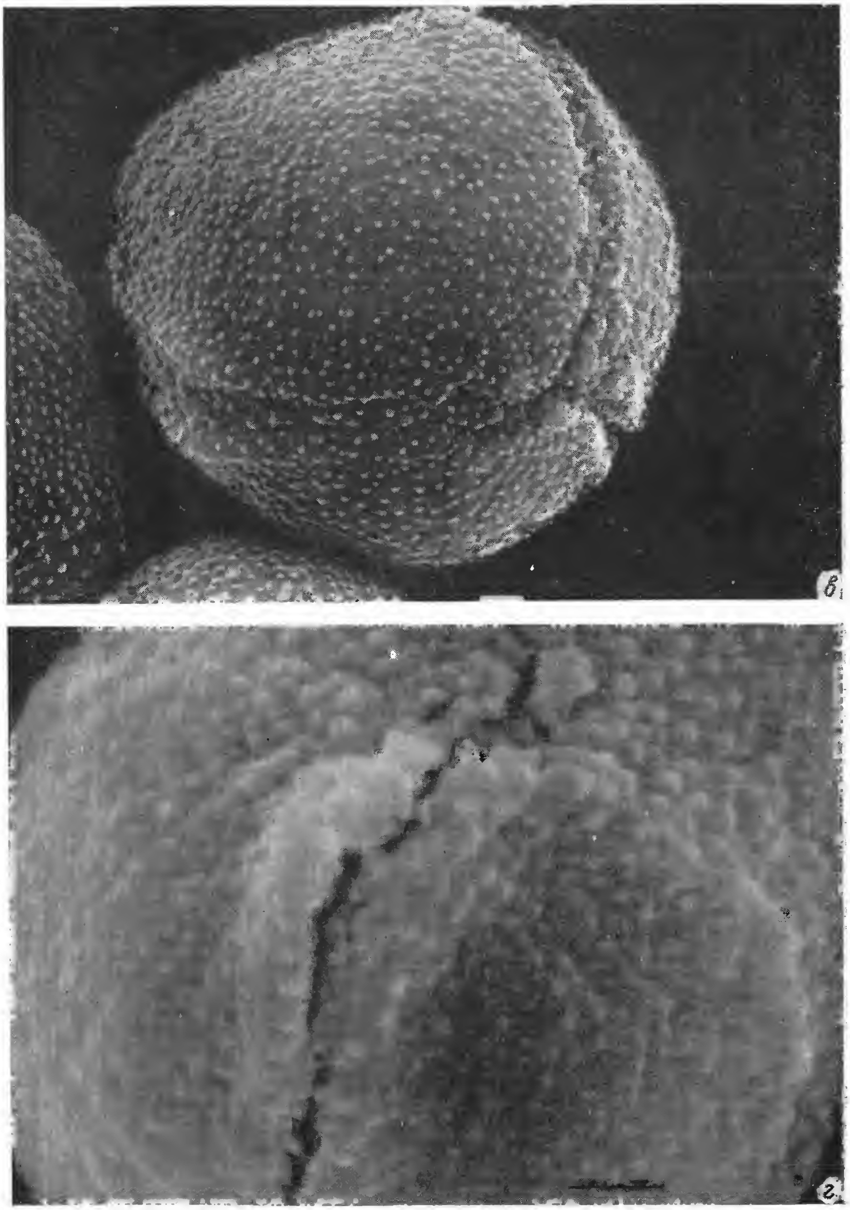


Таблица. Пыльцевые зерна видов *Onosma*.

а — *O. simplicissima*, вид с экватора, ×6000; *б* — *O. fruticosa*, участок скульптуры поверхности, ×26 000; *в* — *O. polyphylla*, вид с полюса, ×6000; *г* — *O. echioides*, участок скульптуры поверхности в районе сложной апертуры, × 13 000.



Продолжение таблицы

К ст. Самылиной, с. 848

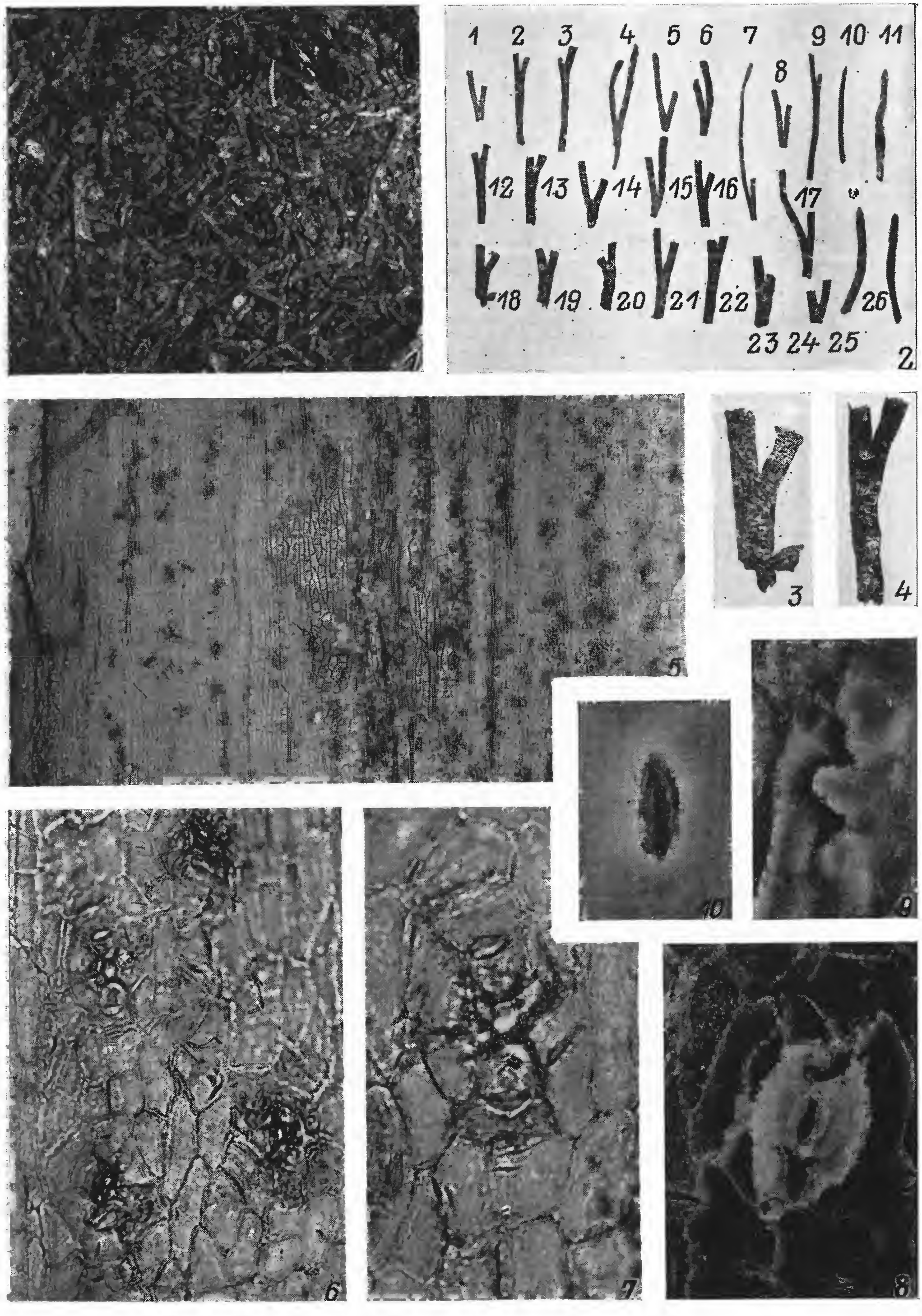


Таблица I. *Grenana angrenica.*

1 — скопление обрывков листьев и семян, нат. вел., обр. 813/1; *2* — верхушки сегментов и дихотомирующие участки листьев, извлеченные из образца, изображенного на *1*, нат. вел., обр. 813/1 № 1—26 (обр. 813/1 № 13 — голотип); *3*, *4* — дихотомирующие участки листьев, ×3 (*3* — обр. 813/1 № 18, *4* — обр. 813/1 № 13 — голотип); *5* — полная развернутая кутикулярная пленка, ×50; *6* — участок той же пленки, ×240; *7* — устьичный комплекс, ×450; *8—10* — то же, СЭМ, *8* — вид изнутри, ×500, *9*, *10* — вид снаружи, ×500, 750; все препараты — с голотипа.

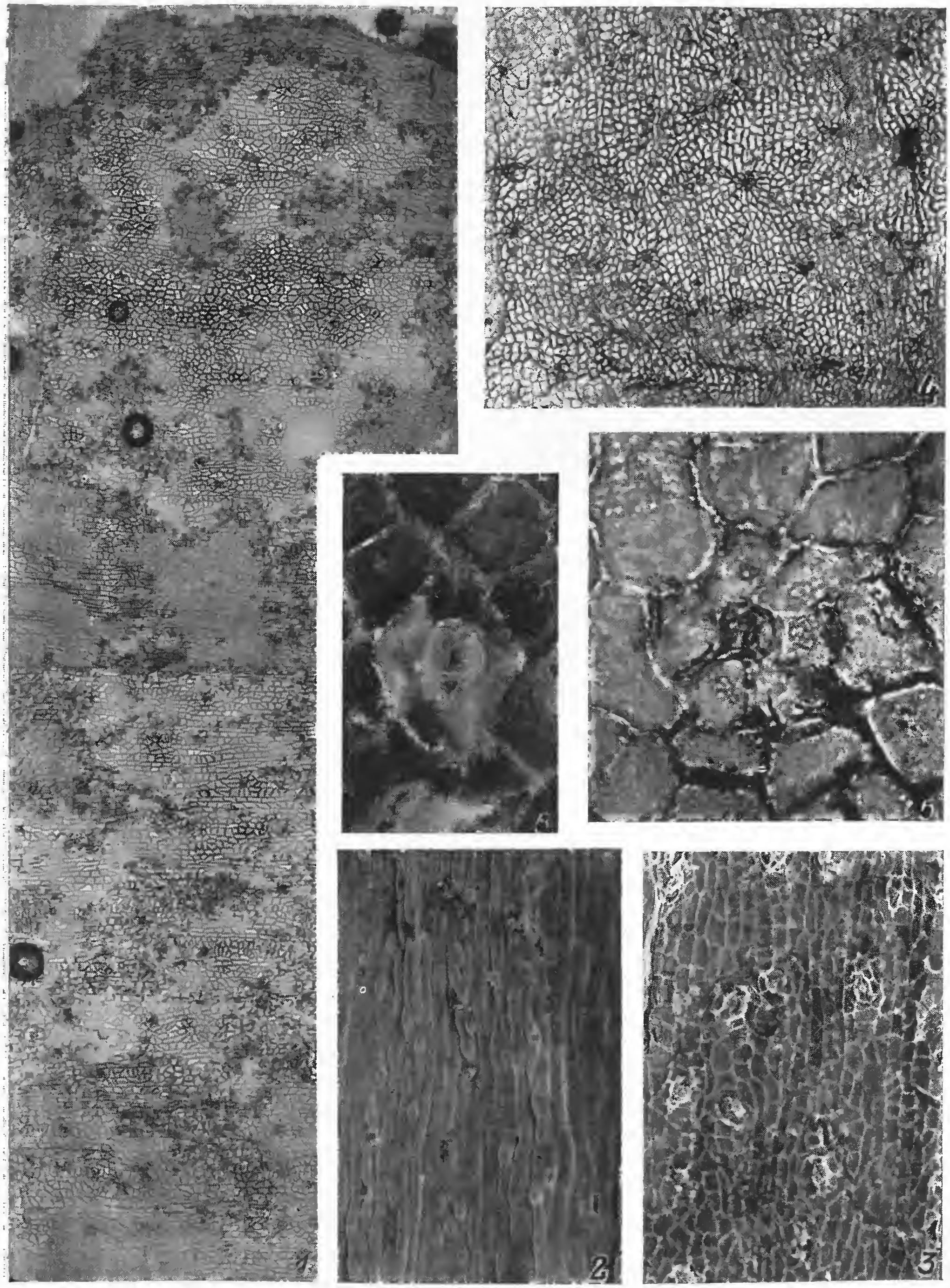
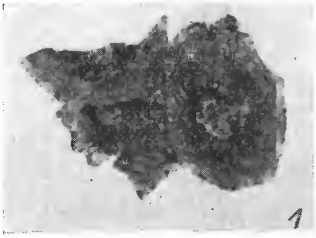


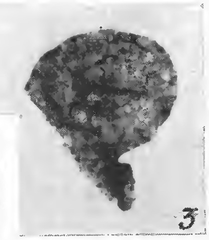
Таблица II. *Grenana angrenica*.

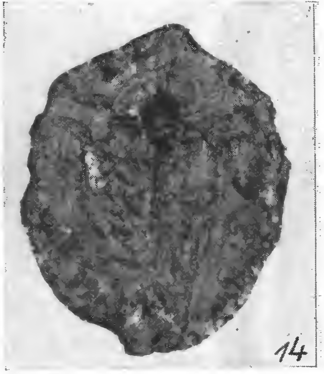
1 — полная развернутая кутикулярная пленка с одного из наиболее широких обрывков сегментов, ×50, обр. 813/1 № 29; *2*, *3* — участок эпидермы листа, СЭМ, вид снаружи (*2*) и изнутри (*3*), ×100, с голотипа обр. 813/1 № 13); *4* — участок эпидермы кожуры семени, ×50, обр. 813/1 № 42; *5* — устьичный комплекс эпидермы того же семени, ×450; *6* — то же, СЭМ, изнутри, ×500.

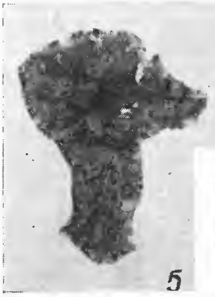
К ст. 848

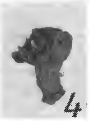

1

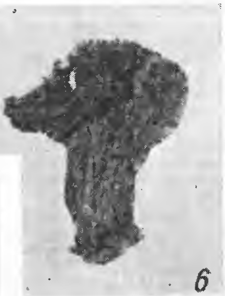
2


3

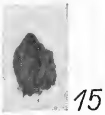

14

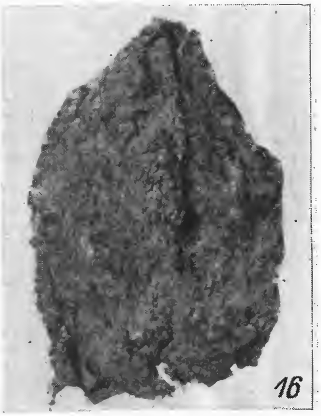

5

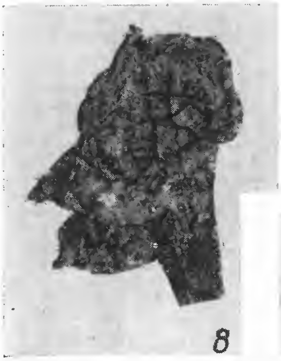

4

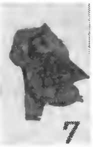

6

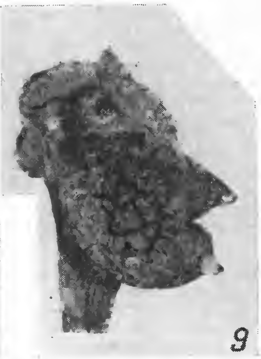
13


15

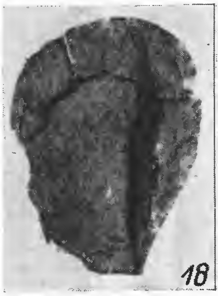

16

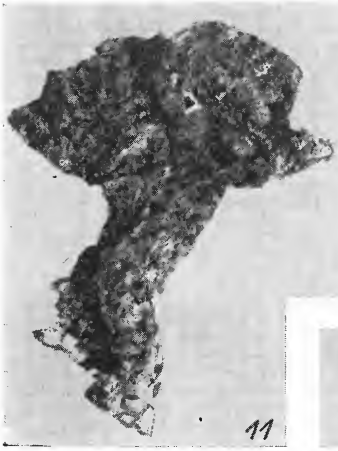

8

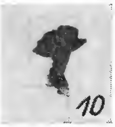

7

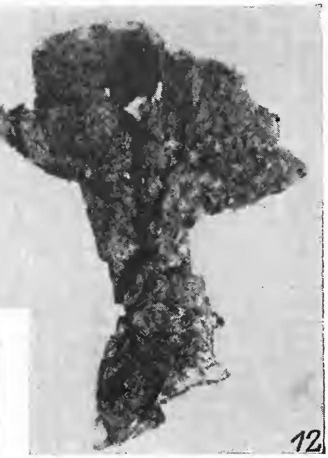

9

17


18


11


10


12

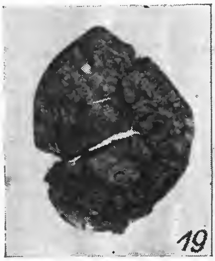

19

Таблица III. *Grenana angrenica.*

1 — раздвоенная верхушка генеративного сегмента с двумя купулами (левая частично обломана), ×3; обр. 813/1 № 38; *2*, *3* — одиночная купула, *2* — нат. вел., *3* — ×3; обр. 813/1 № 39; *4–6* — то же, *4* — нат. вел., *5*, *6* — ×3, вид с двух сторон, обр. 813/1 № 40; *7—9* — раздвоенная верхушка генеративного сегмента с двумя купулами, *7* — нат. вел., *8*, *9* — ×3, вид с двух сторон, обр. 813/1 № 41; *10—16* — то же, *12* — нат. вел., *11*, *12* — ×5, вид с двух сторон, обр. 813/1 № 42; *13—16* — семя с кожурой, *13*, *15* - нат. вел., *14*, *16* — ×6, обр. 813/1 № 48, 49; *17*, *18* — семя без кожуры, *17* — нат. вел., *18* — ×7, обр. 813/1 № 54; *19* — то же, ×6, обр. 813/1 № 55.

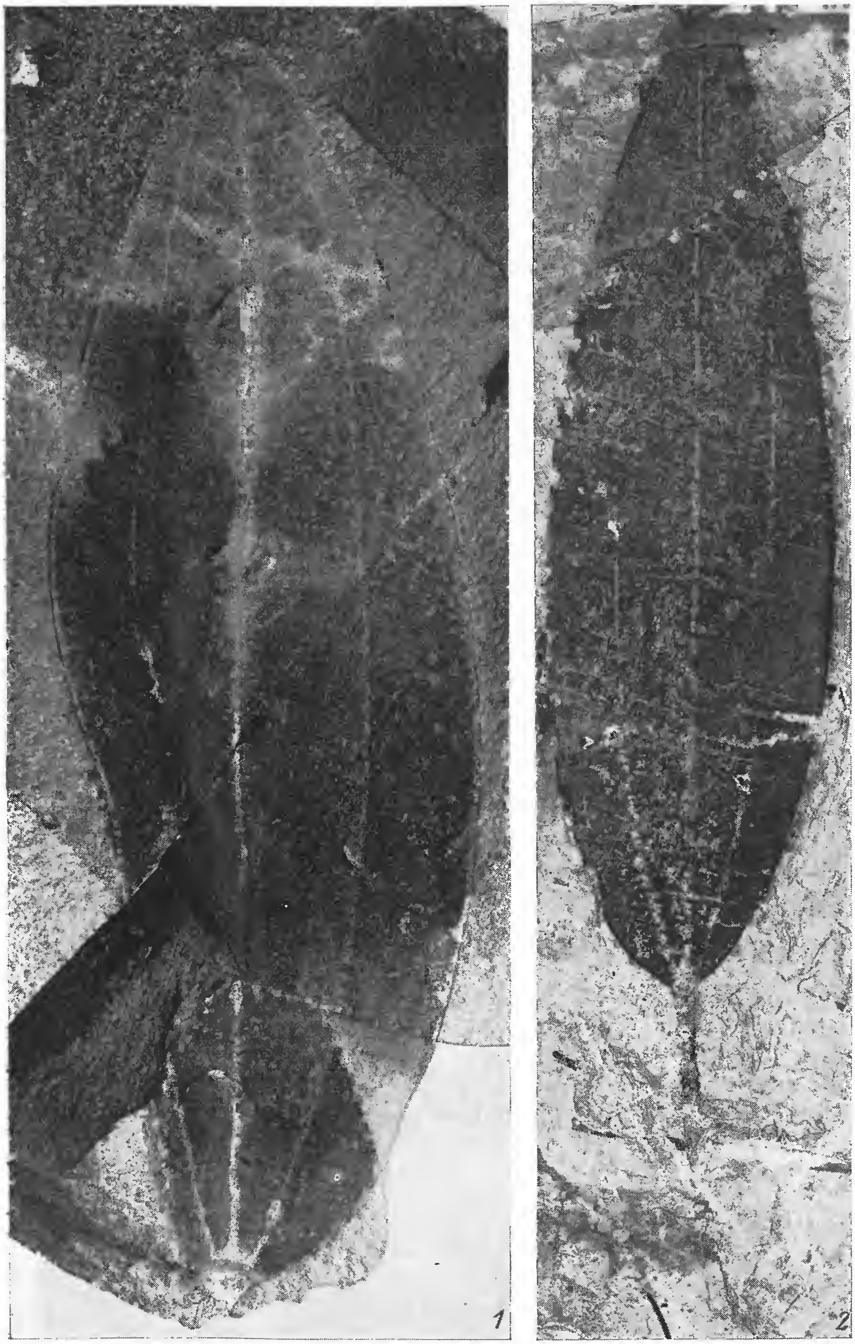


Таблица I. *Macclintockia kovatschensis*, кол. БИН 960-29.
1 — обр. 2534 (голотип); *2* — 2572.

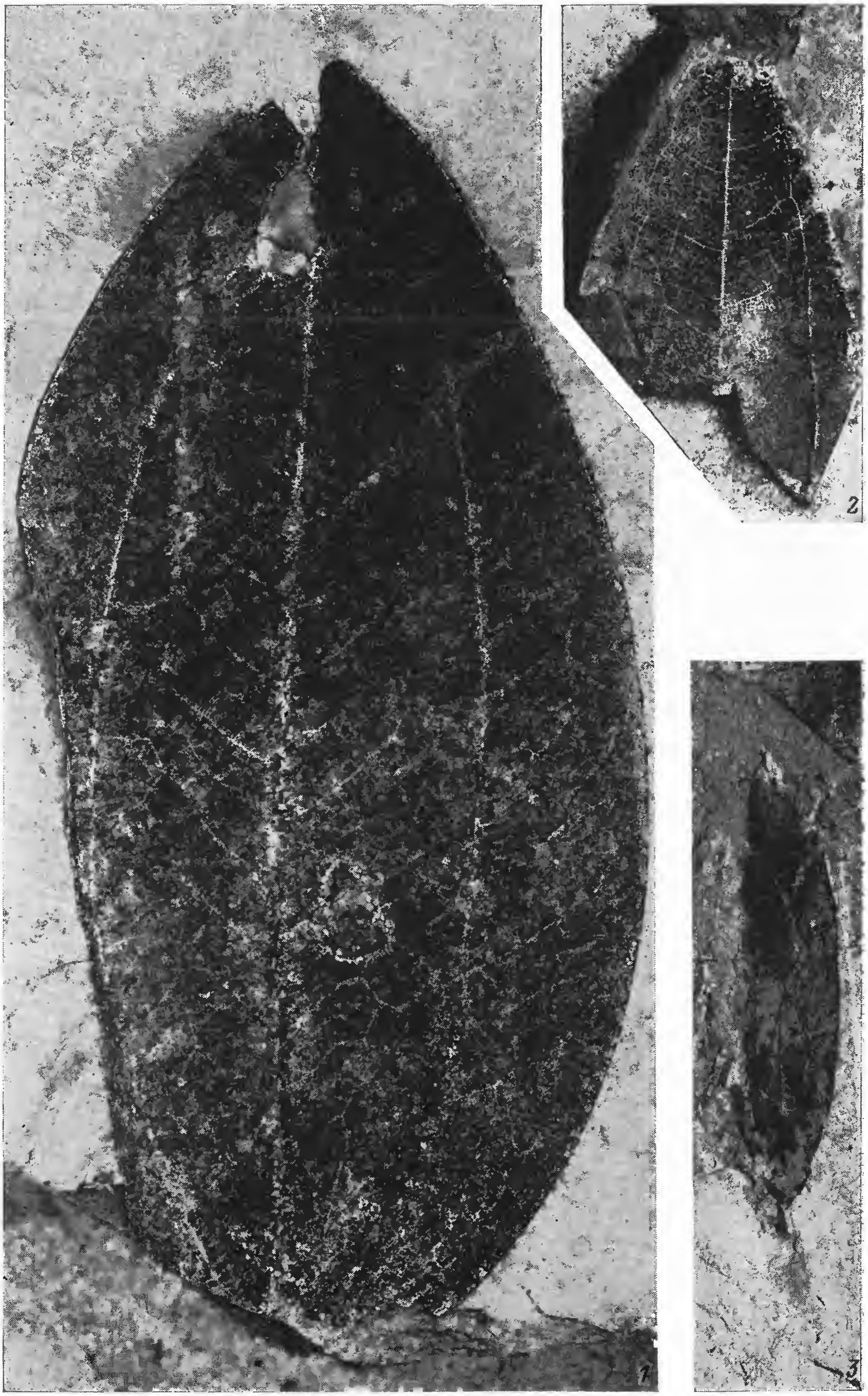


Таблица II. *Macclintockia kovatschensis*, кол. БИН 960-29.
Образцы 2568, 2502, 2570.

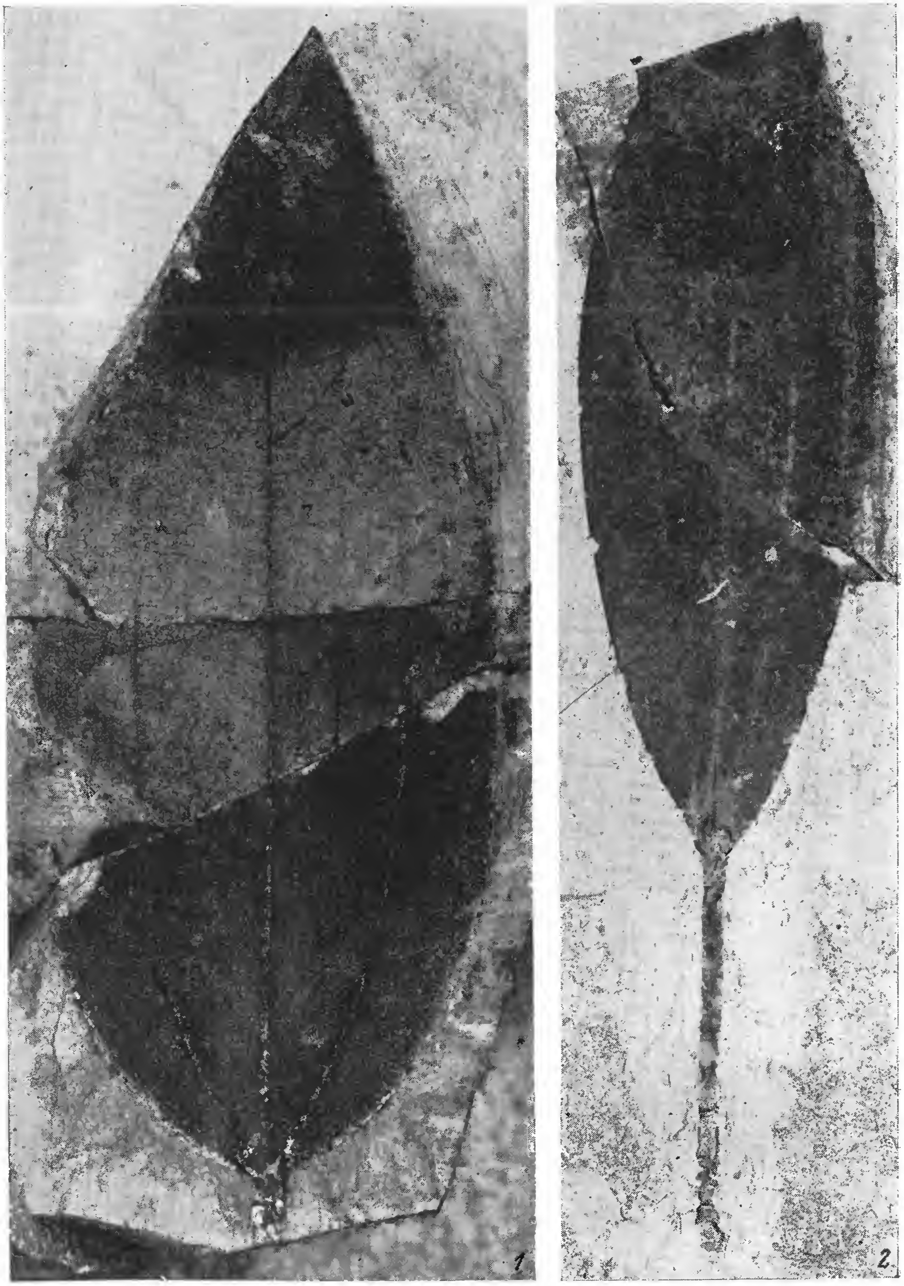


Таблица III. *Macclintockia kovatschensis*, кол. БИН 960-29.

1 — обр. 2520; *2* — обр. 2575.

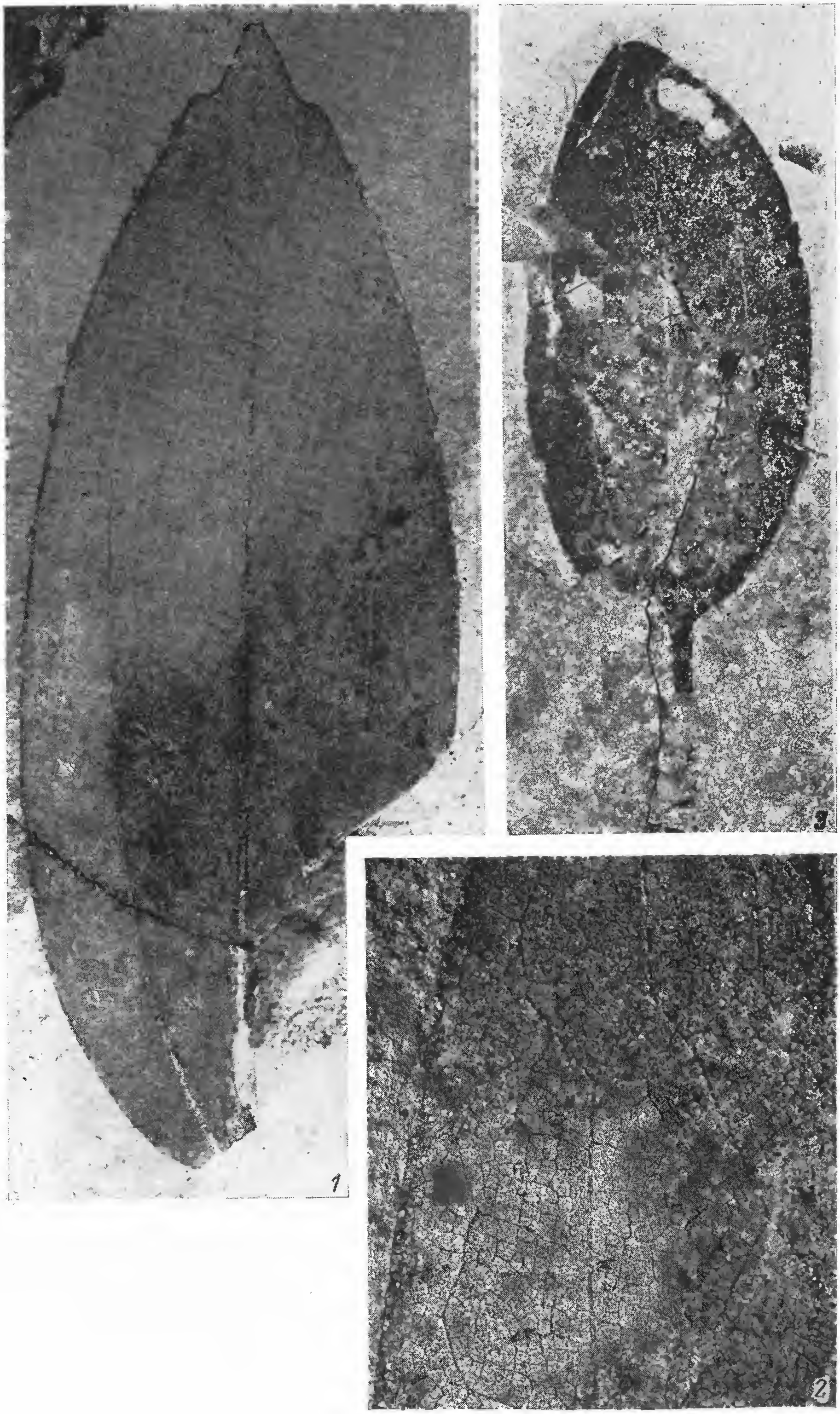


Таблица IV. *Macclintockia kovatschensis*, кол. БИН 960-29.
1 — обр. 2503; *2* — фрагмент листа (*1*), ×3; *3* — обр. 2571.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

ISSN 006—8136. *Ботанический журнал,* 1990. *Т.* 75. № 6. 753—904.